

ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

О.З. Ерёменко, О.А. Четина, М.Г., Кусакина, И.Е. Шестаков

ТЕХНОГЕННЫЕ ПОВЕРХНОСТНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ЗОНЫ СОЛЕОТВАЛОВ И АДАПТАЦИЯ К НИМ РАСТЕНИЙ



Пермь, 2013

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение

высшего профессионального образования

«ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

О.З. Ерёменко, О.А. Четина, М.Г. Кусакина, И.Е. Шестаков

**ТЕХНОГЕННЫЕ ПОВЕРХНОСТНЫЕ
ОБРАЗОВАНИЯ ЗОНЫ
СОЛЕОТВАЛОВ И АДАПТАЦИЯ К
НИМ РАСТЕНИЙ**

Монография

Пермь 2013

УДК
ББК
Е

Рецензенты:

Лариса Васильевна Рудакова – д.т.н., проф. охраны окружающей среды ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский политехнический университет»

Леонид Николаевич Скипин – д. с/х н., зав. каф. техногенной безопасности ФГБОУ ВПО "Тюменский государственный архитектурно-строительный университет"

Е Техногенные поверхностные образования зоны солеотвалов и адаптация к ним растений. О.З. Ерёменко, О.А. Четина, М.Г. Кусакина, И.Е. Шестаков. - Перм. гос. нац. исслед. ун-т. – Пермь, 2013. – 148с.

ISBN 978-5-7944-2284-9

На Верхнекамском месторождении солей солевые отвалы ежегодно занимают более 20-25 га, основной их компонент - галит (NaCl более 90%). У солеотвалов функции почв выполняют техногенные поверхностные образования (ТПО). Основные свойства ТПО обусловлены слагающим их минеральным и органическим материалом, а также загрязнением солевыми отходами. Синантропная растительность зоны солеотвалов прошла отбор на выживание в корневой среде с высокой концентрацией солей, солонцеватостью и щелочностью. У растений из зоны воздействия солеотвалов изучены особенности солевого обмена и минерального питания, продуктивность, защитно-адаптационных соединений.

Печатается по решению редакционно-издательского совета Пермского государственного национального исследовательского университета

ББК

ISBN

© Еремченко О.З., Четина О.А.,
Кусакина М.Г., Шестаков И.Е., 2013

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Характеристика района, объектов и методов исследований	6
1.1. Физико-химические и техногенные условия	6
1.2. Объекты исследований	12
1.3. Методы исследований	16
Глава 2. Свойства ТПО зоны солеотвалов	18
2.1. Техногенез и формирование ТПО	18
2.2. Морфология и свойства ТПО	22
2.3. Содержание легкоподвижных соединений в корнеобитаемых слоях ТПО	32
Глава 3. Микроэлементный состав ТПО	40
3.1. Техногенное загрязнение почв	40
3.2. Содержание микроэлементов в ТПО	42
Глава 4. Синантропная растительность зон воздействия солеотвалов	45
4.1. Синантропизация растительного покрова	45
4.2. Влияние техногенного засоления на состав растительности у солеотвалов.....	46
Глава 5. Адаптация растений к техногенному засолению	55
5.1. Солеустойчивость растений.....	55
5.2. Накопление свободных ионов Cl^- и Na^+ растениями в условиях техногенного засоления.....	66

5.3.	Минеральное питание растений в условиях засоления	74
5.4.	Накопление растениями низкомолекулярных осмопротекторов.....	94
5.5.	Компоненты антиоксидантной защиты растений.....	101
Глава 6. Аккумуляция микроэлементов растительностью зоны солеотвалов.....		106
6.1.	Интенсивность накопления микроэлементов растениями.....	106
6.2.	Содержание микроэлементов в растительности зоны солеотвалов.....	110
Заключение.....		118
Список использованной литературы.....		121

ВВЕДЕНИЕ

Почвенный покров планеты подвержен антропогенным воздействиям: от минимальных, связанных с загрязнением атмосферы, и до почти полного уничтожения при добыче полезных ископаемых или строительстве. В сфере влияния предприятий топливно-энергетического комплекса, горнодобывающей промышленности и на городских территориях функции почвы выполняют образования, которые в научной литературе называют «техногенными почвами», техноземами, почвоподобными телами и т.д. Эти образования занимают значительные площади (достаточные для того, чтобы быть объектом картографирования) на планете. В новой классификации почв России (2004) они получили название «техногенные поверхностные образования» (ТПО) и систематику.

Параметры ТПО значительно отличаются от свойств региональных почв, поэтому ТПО наряду с природными факторами становятся регулятором продуктивности и разнообразия сообществ организмов. Среди их экологических функций важнейшей является способность создавать условия для произрастания растений – первичных продуцентов органического вещества. Местная и адвентивная растительность проходит отбор на выживание в новых почвенно-экологических условиях.

В техногенных ландшафтах Пермского края специфическим загрязнителем почв и ТПО становится засоление, которое сопровождает нефтедобычу, проявляется у дорог в связи с применением антигололедных средств, развитием производства минеральных удобрений. На Верхнекамском месторождении солей солевые отвалы ежегодно занимают более 20-25 га, основной их компонент - галит (NaCl более 90%). Растения зоны солеотвалов проходят отбор на солеустойчивость – выживание в корневой среде с высокой концентрацией солей.

Объектами исследований были ТПО, выполняющие функции почв на окружающей солеотвалы территории и произрастающая на них синантропная растительность. Предметом исследований были основные свойства ТПО, обусловленные слагающим их минеральным и органическим материалом, а также загрязнением от

солевых отходов. Была проведена их оценка как среды обитания растений; у растений из зоны воздействия солеотвалов изучены особенности солевого обмена, минерального питания, продуцирования защитно-адаптационных соединений.

Основой представленной книги служат полевые и лабораторные работы, проведенные авторами в 2002-2011 гг. при участии нескольких поколений студентов биологического факультета Пермского государственного национального исследовательского университета. За помощь в описании видового состава растительности авторы выражают глубокую признательность профессору, доктору биологических наук С.А. Овеснову и профессору, доктору биологических наук Е.И. Демьяновой.

Авторы благодарны рецензентам настоящей книги доктору технических наук, профессору Ларисе Васильевне Рудаковой и доктору сельскохозяйственных наук Леониду Николаевичу Скипину за обсуждение материала и сделанные замечания.

Глава 1

Характеристика района, объектов и методов исследований

1.1. Физико-географические и техногенные условия

Климат. Территория Пермского края относится к зоне умеренных широт, входит в состав Атлантико-континентальной области. Климат континентальный, о чем свидетельствуют значительные годовые и суточные колебания почти всех метеорологических элементов. Большое влияние на распределение атмосферных осадков и температурный режим оказывает атмосферная циркуляция. Общий характер циркуляционных процессов определяется положением внутри материка, меридиональным расположением на востоке области Уральского хребта, открытостью территории к северу (Шкляев, Балков, 1963). Вторжения холодных арктических масс воздуха вызывают похолодания в теплый период года, а воздействие сибирского антициклона – сильные морозы зимой. В то же время с притоком теплых воздушных масс с Атлантического океана связаны потепления и даже оттепели в зимнее время.

Среднегодовые температуры воздуха в городах Березники и Соликамске колеблются в пределах 0,5-1,3оС. Средняя температура июля 17-17,4оС, средняя температура января -16-15,8оС. Заморозки на почве (иней) заканчиваются в первой декаде июня, начинаются в первой-второй декаде сентября. Продолжительность безморозного периода у почвы 90-95 дней, на высоте 2 м – 100-120 дней. Сумма эффективных температур за вегетационный период 1200-1240оС. Осадков в году выпадает 470-550 мм; высота снежного покрова не ниже 50 см с максимумом в 65-70 см и продолжительностью устойчивого снежного покрова в поле 165-170 дней. Поля освобождаются от снега 22-25 апреля. В году насчитывается около 250 дней с осадками.

Ветровой режим определяется метеорологическими условиями, а также особенностями подстилающей поверхности и открытостью места. В Березниках и Соликамске преобладающее направление ветров южное и юго-западное. Северные и северо-восточные ветры дуют чаще летом и весной (Пермская область..., 1959, 1997).

Рельеф и геологическое строение. По геоморфологическому районированию Пермский край входит в Уфимско-Пермскую подобласть Среднерусской провинции Русской равнины и представляет собой эрозионно-денудационную равнину, сложенную пермскими отложениями Уфимского свода, Камской впадины, Предуральского краевого прогиба. Преобладающий тип рельефа - сильно расчлененная равнина на западном крыле Уфимского свода (Ястребов, 1959; Геоморфологическое районирование..., 1980).

Города Березники и Соликамск находятся в западной части Пермской края, которая является слабоприподнятой, сильноэродированной частью Русской равнины. Город Березники расположен на левом берегу р. Камы. Территория города отличается спокойным рельефом и пологим наклоном в западном и юго-западном направлениях. Переход высот более 130 м. Соликамск расположен на территории Предуральского краевого прогиба у левых притоков Камы – рек Усолки и Боровой. Рельеф ледниковый, сглаженно-увалистый, подъемы на увалы пологие, во многих местах наблюдается развитие болот, преобладающими отметками являются 140-180 м над уровнем моря.

Геологическими напластованиями, слагающими внегорную часть Пермского края, являются отложения пермской системы. Территория г. Березники расположена в зоне отложений казанского яруса верхней перми, территория Соликамска – в зоне аллювиальных отложений (Коротаев, 1962). Отложения казанского яруса верхней перми состоят из красно-бурых (малиново-бурых) и коричнево-бурых мергелистых глин, переслаивающихся серыми и зеленовато-серыми слабоизвестковистыми песчаниками. Эти коренные породы покрыты плащом четвертичных отложений, дневные горизонты

которых являются материнскими почвообразующими породами. Древнеаллювиальные отложения имеют преимущественно легкий механический состав. Пески содержат повышенное количество кремния, но бедны карбонатами и другими соединениями (Сафоницкий, 1959; Коротаев, 1962; Борисевич, 1968; Оленев, Горчаковский, 1969).

Верхнекамское месторождение солей приурочено к центральной части Соликамской впадины Предуральского краевого прогиба. Соляная толща месторождения, имеющая форму линзы площадью 8,1 тыс. км², прослеживается в меридиональном направлении на 205 км, в широтном – до 55 км. Внутри контура соляной толщи расположена многопластовая залежь калийно-магниевых солей протяженностью 135 км при ширине до 41 км, площадь основной части калийной залежи – 3,7 тыс. км².

Соляные породы месторождения представлены калийной солью, сильвинитами и карналлитовыми породами. Геологические запасы месторождений оцениваются по карналлитовой породе – 96,4 млрд. т, по сильвинитам – 113,2 млрд. т, по каменнойсоли – 4650 млрд. т.

Каменная соль представляет собой породу, на 90-98 % сложенную галитом (NaCl). В качестве примесей в ней встречаются ангидрит, силикаты (в основном глинистые минералы), карбонаты (доломит, кальцит) и др. Химический состав каменной соли: NaCl (80-96 %), CaSO₄, MgCl₂, KCl – следы, нерастворимый остаток (H.O.).

Сильвинит – биоминеральная порода, сложенная галитом и сильвином (KCl), содержание последнего в сильвините 20-45%. В качестве примесей присутствуют несоляные минералы (ангидрит, карбонаты, глинистые минералы и др.). Химический состав сильвина: KCl (97-99,3 %), NaCl, CaSO₄, MgCl₂, H₂O.

Карналлитовая порода состоит из карналлита (KCl*MgCl₂*6H₂O) и галита. В качестве примесей карналлитовая порода содержит сильвин и несоляные минералы (ангидрит, карбонаты, глинистые минералы и др.)

Руды месторождения содержат элементы – примеси. В породах соляной толщи из наиболее изученных элементов (B, P, Br, I, Ba, Li, Se, Ga, Ge, Se, Rb, Sr, Zr, Nb, In, Te, Cs, Ta, Tl, Tr) только для пяти элементов отмечено превышение их содержания над кларком земной коры; для бора, брома, йода, германия и рубидия - это превышение существенно.

В нерастворимый остаток руд входят в основном Fe, Ni, Mn, V, Ti, Cu и Zn сосредоточены в основном в растворимой части руд (до 67-75 %). Ва содержится и в растворимой (карналлит), и в нерастворимой (сильвинит) компоненте. Такие благородные металлы, как Au, Ag, Pt, Rh, Jn, локализованы в Н.О., особенно в комплексных органических соединениях, а также хлоридах, сульфосолях и самородном состоянии (Кудряшов, 2001).

Гидрологические условия. В гидрологическом отношении границы Пермского края в большинстве случаев совпадают с важнейшими водоразделами рек европейской части России. Территория Уральского Прикамья имеет хорошо развитую речную сеть, относится к бассейну р. Волги. В настоящее время в связи с гидротехническим строительством в пределах области сложилось деление р. Камы на два участка – Верхняя Кама (от западной границы области до устья Вишеры) и Средняя Кама (Камское и Воткинское водохранилища, до устья р. Сивы).

Основной водной артерией на территории Верхнекамского месторождения является р. Кама. Более мелкие реки (Волим, Большая Уньва, Ленва, Зырянка, Быгель, Затопыч, Извер, Боровая, Усолка, Клестовка, Поповка и др.) и ручьи образуют речную сеть.

Верхнекамское месторождение солей находится в пределах Предуральского артезианского бассейна, основными областями питания которого в Прикамье являются Уфимское плато, Тиманская гряда и частично передовые складки Урала, а зонами разгрузки – р. Кама и ее крупные притоки (Кудряшов, 2001). Соляная толща месторождения, являясь водоупором, разделяет подземные воды на два гидрогеологических этажа – нижний (подсолевой) и верхний (надсолевой). В соответствии с этим на месторождении выделяются надсолевые и подсолевые воды. Сама

соляная толща содержит небольшое количество рассолов, которые называют внутрисолевыми водами.

Серия надсолевых отложений Верхнекамского месторождения полностью насыщена водой. Отдельные водоносные горизонты слабо изолированы друг от друга прослойми водонепроницаемых пород, являющихся относительными водоупорами. Самая верхняя гидродинамическая зона является зоной активного водообмена. Воды зоны, как правило, пресные. Над соляными поднятиями мощность зоны активного водообмена составляет около 100 м, в депрессиях кровли соленосной толщи – до 200 м. В депрессиях кровли соленосной толщи (на глубинах более 200 м) накапливаются высокоминерализованные рассолы. Эти участки характеризуются застойным режимом.

Общее движение подземных вод в надсолевом комплексе пород происходит с востока на запад. Фильтруясь от областей питания к областям разгрузки, подземные воды насыщаются хлористым натрием, становятся высоконапорными и уже в пределах долины р. Камы поднимаются вверх, где, частично смешиваясь с потоком пресных вод, повышают их минерализацию до 10 г/л (Кудряшов, 2001).

Почвы и почвообразующие породы. Соликамский район входит в почвенный подрайон Чердынско-Соликамских песчаных и супесчаных дерново-сильно- и среднеподзолистых почв. Материнскими породами почв служат водно-ледниковые пески, подстилаемые покровными суглинками, ниже которых залегают пермские мергелистые глины, мергели и известняки. Наиболее распространены в подрайоне дерново-сильно- и слабоподзолистые песчаные и супесчаные механического состава с редкими пятнами почв дерново-средне- и слабоподзолистых тяжелосуглистых и дерново-карбонатных, главным образом в западной части Соликамского района. В редких случаях пермские отложения выходят на поверхность, на местах их выхода формируются тяжелые по механическому составу дерново-подзолистые и дерново-карбонатные почвы (Коротаев, 1962).

В Березниковском районе достаточно широкая полоса по левобережью Камы относится к Чердынско-Гайнско-Соликамскому району песчаных и супесчаных подзолистых и дерново-подзолистых и торфяно-болотных почв. Основная часть Березниковского района входит в Кудымкарско-Чермозский район дерново-сильнно- и среднеподзолистых тяжелосуглинистых почв.

Территория данного района сложена красноцветными глинами с прослойками мергеля и известняков татарского яруса верхней перми, которые перекрыты покровными глинами и суглинками. Преобладающими почвами являются дерново-сильнно- и среднеподзолистые тяжело- и (редко) среднесуглинистого механического состава с пятнами дерново-слабоподзолистых и дерново-карбонатных почв. В пониженных местах – почвы торфяно-болотные. В долинах многих рек – почвы аллювиально-дерновые и дерново-луговые глеевые глинистого и тяжелосуглинистого механического состава (Коротаев, 1962).

Растительность. Город Соликамск входит в район среднетаежных пихтово-еловых лесов. Среднетаежные леса характеризуются простым строением древостоя, кустарниковый ярус вообще отсутствует или развит очень слабо, травяно-кустарничковый и моховой ярусы развиты достаточно хорошо. В целом по району лесопокрытые земли составляют более 85 % (Овеснов, 1997)

Город Березники входит в район южнотаежных пихтово-еловых лесов с мелколиственными породами и липой в древесном ярусе. Южнотаежные леса, по сравнению со среднетаежными, характеризуются более сложным строением древостоя; заметным увеличением роли трав относительно кустарничков и преобладанием травяных типов лесов; моховой покров малой мощности, но сплошной. Лесопокрытые земли составляют 65-75 % (Овеснов, 1997).

Техногенные условия. В 1930-е гг. на северо-западе Прикамья начал складываться мощный химический комплекс. Его возникновение и развитие было связано с разработкой соляных месторождений. В 1925 г. под руководством профессора

Преображенского в Верхнекамье начались серьезные геологоразведочные работы. В 1927 г. в трех километрах от Соликамска состоялась закладка первой калийной шахты. В 1934 г. Соликамский комбинат вступил в строй действующих предприятий страны.

Сильвинитовые толщи Верхнекамского месторождения практически повсеместно укрыты значительными пластами карналлита – руды магния, поэтому правительством было решено построить в Соликамске предприятие по ее переработке. В 1933 г. началось строительство магниевого завода. Разработка Верхнекамского месторождения дала жизнь и другим химическим предприятиям региона. В 1929 г. в Березниках было начато сооружение Азотно-тукового комбината (Пермская область..., 2000).

В пределах уникального Верхнекамского месторождения калийных и калийно-магниевых солей образованы города Березники и Соликамск.

Березники – крупный промышленный центр, второй по величине город Пермского края. Площадь города – 525 км², население – 198 тыс. чел. (Пермская область..., 1997; Состояние..., 2002).

Первые поселения на территории города возникли в XVI–XVIII вв. на базе соляных промыслов (Пермская область..., 1997). Город Березники был основан в 1932 г. в связи со строительством заводов: азотно-тукового, калийного, титано-магниевого, а также с разработкой Верхнекамского месторождения калийных солей. Непосредственно на территории города находятся Березниковский и Дурыманский участки месторождений. Современный центр города был застроен в 1930-х – 1940-х гг. Позднее (1960-е гг.) на месте пригородного лесопарка возникли район Околица, а на берегу созданного пруда – район Семино.

Ряд промышленных предприятий города являются (и официально признаны) монополистами на российском рынке: АО «Уралкалий» (производит более половины калийных удобрений страны), АО «Бератон» (производство полиакриламида), АО «Ависма, титано-магниевый комбинат»

(титан, магний, натриевые сплавы), АО «Азот» (калиевая селитра) (Пермская область..., 1997).

Всего предприятиями выбрасывается около 190 видов загрязняющих веществ, 23 из них выбрасываются с превышением установленных нормативов ПДВ. Среди загрязняющих веществ преобладает оксид углерода; а также сернистый ангидрид, диоксид азота и другие вещества. Основной выброс специфических загрязняющих веществ, 23 из которых относятся к первому классу опасности, приходится на предприятия химического комплекса.

Соликамск – третий по величине город Пермского края, площадью 166 км², с населением 107 тыс. чел. (Состояние..., 2002).

Город Соликамск образован благодаря богатым соляным промыслам на берегу р. Усолки около 1430 г. вологодским купцом Калинниковым, который организовал выварку соли. Солеварение в течение нескольких веков являлось ведущей отраслью экономики в регионе. В 1573 г. Соликамск получил статус города, став центром Соликамского уезда. Со временем границы г. Соликамска значительно расширились; в 1959 г. в его состав включен г. Боровск, расположенный близ р. Боровой, в 6 км от центра. С развитием калийной промышленности в г. Соликамске, в долине р. Клестовки, вырос современный Новосоликамский микрорайон (Пермская область..., 1997).

Хозяйственный профиль города определяют горнохимическая промышленность (добыча калийных солей и производство минеральных удобрений) – АО «Сильвинит», предприятия лесопромышленного комплекса – целлюлозно-бумажный комбинат, лесозаготовительный комбинат, а также металлургическая промышленность – производство магния, основанное на переработке калийно-магниевых солей. В Соликамске проектная мощность калийных удобрений составляет 3203,3 тыс. т. в год (Пермская область, 1997). В городе также имеются предприятия машиностроения (ремонтно-механический завод), предприятия пищевой промышленности (мясокомбинат, молкомбинат и др.), строительные организации.

Экологическая ситуация в городе неблагоприятная. Особенно плохо обстоят дела с очисткой промышленных стоков, отличающихся высокой токсичностью. Высокой загрязненностью характеризуется и состояние атмосферы (Пермская область, 1997).

Следует отметить, что на долю Березниковско-Соликамского промышленного узла приходится почти 62 % от объема ежегодно образующихся отходов. В основном это соляные галитовые отходы и глинистые шламы. Причем большую часть этих отходов дают два предприятия – ОАО «Уралкалий» и ОАО «Сильвинит». Ежегодный объем галитовых отходов оставляет 17-19 млн. т. В городах Березники и Соликамск на 12 солеотвалах и шламохранилищах размещено 275 млн. т отходов. Основным методом ликвидации отходов остается их закладка в горные пространства и закачка в подземные хранилища. Несмотря на увеличение дополнительного использования галитовых отходов, продолжается рост их количества.

Вредное воздействие отходов калийных предприятий на окружающую среду выражается в засолении почв, поверхностных и подземных вод, в загрязнении атмосферы промышленных площадок пылью, хлористым водородом и сернистым ангидридом. Засоление подземных вод на участках расположения шламохранилищ происходит из-за инфильтрации рассолов через их днища, борта и основания дамб. Постоянным источником засоления подземных и поверхностных вод являются также солеотвалы. Рассолы образуются здесь в результате растворения поверхности отвалов атмосферными осадками, а также за счет конденсационной влаги и отжатия избыточной влаги из свежих отходов в момент их складирования.

1.2. Объекты исследований

Место проведения исследований – зоны солеотвалов г. Соликамска и г. Березники.

В соликамском районе расположены три солеотвала, принадлежащие ОАО «Сильвинит». Наши исследования проводились на двух солеотвалах – СКРУ-1 и СКРУ-2. СКРУ-1 находится на территории предприятия на расстоянии 0,5 км от населенного пункта – г. Соликамска и на расстоянии 3 км от ближайшего водного объекта – р. Камы. Год ввода в эксплуатацию – 1970. Площадь солеотвала – 112 га. Способ хранения отходов – насыпной. СКРУ-2 располагается на территории предприятия, на расстоянии 1,0 км от населенного пункта – г. Соликамска. Ближайший водный объект – река Поповка на расстоянии 0,3-0,5 км. Площадь солеотвала – 159,6 га. На подготовленную площадь, ограниченную дамбами, производят отсыпку солеотходов на высоту до 120 м. Год ввода солеотвала в эксплуатацию – 1974.

В основании солеотвалов залегают болотные и аллювиальные отложения. Болотные отложения представлены торфом влажным и водонасыщенным, сильно и среднеразложившимся. Аллювиальные отложения представлены переслаивающейся толщей песчано-глинистых грунтов, не имеющей закономерности в залегании. Суглинки и глины – коричневато-желтые, желтые и желто-бурые, с переслаиванием песка и супеси, местами заторфованные.

Третий солеотвал располагается в Соликамском районе северо-восточнее деревни Лобаново, в верховье лога Архангельский на территории предприятия на расстоянии 12 км от г. Соликамска и 2 км от ближайшего населенного пункта – д. Лобаново (рис. 1). Ближайший водный объект – р. Усолка на расстоянии 1,5-2,0 км. Дата начала эксплуатации солеотвала I очереди – 1979 г., II очереди – 1998 г. Общая площадь солеотвала I очереди – 55,6 га, способ создания его емкости – возведение контурных дамб по периметру солеотвала. Общая площадь солеотвала II очереди – 47,6 га; способ создания емкости этого

солеотвала – возведение ограждающей дамбы и дамбы обвалования нагорного канала по контуру солеотвала.

В целях защиты и сохранения окружающей среды предусмотрено сооружение противофильтрационного экрана. Для ограждения площадок солеотвалов от притока поверхностных вод с прилегающих территорий и ограничения растекания рассолов площади солеотвалов ограничены контурными дамбами. Для сброса рассолов с площадок солеотвалов и отвода их в шламохранилища предусмотрены рассолосборные канавы и насосные станции.

На территории ОАО «Уралкалий» (г. Березники) расположено 4 солеотвала. Первый солеотвал (БПКРУ-1) находится в юго-западной части населенного пункта г. Березники и относится к Березниковскому участку, разработка которого началась в 1930 г. Время образования солеотвала ориентировочно относится к началу 50-х гг. Галитовые отходы хранятся навалом на открытой площадке, обвалованной дамбой. Проектная высота заполнения 100 м, вместимость 40000 тыс. т. По состоянию на 1.01.1996 г. накоплено 26147,5 тыс. т. Площадь, занимаемая солеотвалом, составляет 42,9 га. На территории этого солеотвала проводились наши исследования.

Второй солеотвал (БПКРУ-2) расположен юго-восточнее г. Березники, недалеко от железнодорожной станции «Калийная», он относится к Дурыманскому участку. Разработка данного участка началась в 1969 г. Ближайшие водные объекты – р. Ленва и р. Телепаевка.

Третий солеотвал (БПКРУ-3) расположен к югу от г. Березники вблизи поселка Сибирь и относится к Балахонцевскому участку, который начал разрабатываться в 1973 г. Ближайший водный объект – р. Волим.

Четвертый солеотвал (БПКРУ-4) расположен северо-восточнее г. Березники на территории Быгельско-Троицкого участка (начало разработки – 1987 г.). Ближайший населенный пункт – поселок Заполье, ближайший водный объект – р. Быгель.

Общая масса всех четырех солеотвалов ОАО «Уралкалий» – 250 млн. т.

При организации площадок для складирования солевых отходов производились выравнивание поверхности, отсыпка водоотводных ложбин, устройство дамб, перемешивание грунтов; в результате были уничтожены природные почвы и на окружающей территории сформировались техногенные поверхностные образования (ТПО), выполняющие функции почв. Основной компонент отходов – галит (NaCl 90,55-94,54 %, KCl 3,2-7,34 %, MgCl_2 0,07-0,08 %, CaSO_4 1,34-1,48 %), поэтому техногенные поверхностные образования у солеотвалов подвержены засолению.

При устройстве территории для солеотвалов растительность большей частью была уничтожена, в настоящее время в зоне воздействия солей сформировались сообщества синантропных видов растений. К условиям техногенного засоления приспособились преимущественно синантропные, адвентивные растения, в данном регионе они произрастают у дорог, жилья, в посевах сельскохозяйственных растений (Овеснов, 1997).

1.3. Методы исследований

Для изучения техногенных поверхностных образований (ТПО) были заложены разрезы и описаны морфологические признаки ТПО, систематическая принадлежность определялась по «Классификации и диагностике почв России» (2004). Из слоев ТПО отобраны пробы для изучения свойств в лабораторных условиях.

Состояние корнеобитаемого слоя ТПО территории солеотвалов оценивали путем отбора проб по «сетке» – 10 м на 20 м в направлении от солеотвала до препятствия в виде дорог.

Физиологические показатели состояния растений определены в надземных и подземных органах – как в смешанных пробах, так и в 10-15-кратной повторности сопряжено с пробами почвогрунта из корнеобитаемого слоя (0-15 см) ТПО.

В почвенных пробах содержание водорастворимых солей устанавливали методом водной вытяжки (Аринушкина, 1970). Содержание водорастворимых ионов натрия и калия определили

на пламенном фотометре ФПА-2, хлора – меркурометрическим методом, Ca^{2+} и Mg^{2+} – комплексометрическим методом, величину рН водной суспензии – потенциометрически, гранулометрический состав – по Н.А. Качинскому, емкость катионного обмена – по методу Е.В. Бобко и Д.Л. Аскинази, валовое содержание углерода – по И.В. Тюрину, количество торфа – методом сухого озоления. Обменный натрий изучен по В.А. Молодцову и В.П. Игнатовой, подвижные фосфаты и калий – по А.Т. Кирсанову с определением на ФЭКе и пламенном фотометре соответственно (Агрохимические методы..., 1975). Содержание тяжелых металлов в ТПО и нерастворимом остатке солевых отходов определяли в лаборатории УрО РАН на спектрографе ДФС-1 атомно-абсорбционным методом с испарением пробы из угольного электрода и с контролем точности измерений по стандартным образцам.

В надземных органах и корнях растений после сухого озоления определили содержание минеральных элементов: Na^+ и K^+ – на пламенном фотометре ФПА-2, Ca^{2+} и Mg^{2+} – объемным титрованием методом комплексонометрии, фосфор – на ФЭКе после окрашивания молибденовой синью, серу сульфатную – весовым методом. Свободные ионы Na^+ и Cl^- из листьев и корней растений извлекали водной вытяжкой. Кроме того, в листьях и корнях растений определяли сахара по Бертрану, пролин – по методу Bates и др. (Bates et al., 1973). Определение активности каталазы проводили газометрическим методом, содержания аскорбиновой кислоты, глутатиона и общей редуцирующей активности – методом Петта в модификации Прокошева (Практикум по физиологии растений, 1972). Содержание микроэлементов в растениях определили на спектрометре Perkin Elmer Optima 3300 XL методом оптической эмиссионной спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой и с контролем точности измерений по стандартным образцам (Bettinelli, Baroni, 1990). Для изучения распределения свинца и никеля в растениях был использован гистохимический метод, основанный на окраске срезов живого корня дитизоном (Серегин, Иванов, 1997).

В пределах выделенных зон засоления ТПО методом ленточных трансsect описывались растительные группировки, учитывался видовой состав и обилие по шкале Браун-Бланке.

Полученные результаты были обработаны с помощью компьютерной программы Stadia, использовались статистические методы, дисперсионный и регрессионный анализы.

Глава 2. Свойства ТПО зоны солеотвалов

2.1. Техногенез и формирование ТПО

Почва – такой же компонент природной среды мировой суши, как и горные породы, воды, растительность, рельеф, климат, животный мир. Вместе с тем почва является результатом их взаимодействия. Изменение одного или нескольких из этих компонентов влечет соответствующее изменение почвы, поэтому каждому природному ландшафту соответствует определенная почва. Почва выполняет ряд экологических функций – как биоценотических, так и глобальных (общебиосферных), обеспечивающих стабильность отдельных биогеоценозов и биосфера в целом, а следовательно, и саму возможность существования жизни на Земле (Волобуев, 1962; Карпачевский, 1993; Добровольский, Никитин, 1990, 2000; Структурно-функциональная..., 2003 и др.).

С появлением человека возник новый фактор трансформации почвенного покрова планеты. Характер антропогенного изменения почв зависит от функционального назначения территории. Минимальные изменения могут не выражаться в морфологии почвенного профиля, а выявляться только аналитическими методами, максимальные – предполагают полное уничтожение почв и создание новых почвоподобных образований и почв.

Техногенные нарушения почв и почвенного покрова связывают с действием добывающей промышленности. Комплексные нарушения земель угольными разработками и связанные с ними острые экологические ситуации отмечаются в

Северном Прикаспии, Среднем Поволжье и Прикамье, в промышленной зоне Урала и Кузбасса. Под отвалы пустой породы и открытые разработки угольной промышленности в России ежегодно изымается от 6 до 8 тыс. га земель. В процессе освоения газовых месторождений, строительства подземных газохранилищ, в местах загрязнения нефтью и нефтепродуктами почвенный покров также нарушается. Но добыча полезных ископаемых влияет не только на почвы и почвенный покров, она затрагивает все компоненты ландшафта. Нарушение ландшафтной структуры происходит на всех ее этапах: разведка, подземная и открытая добыча, строительство коммуникаций и переработка полезных ископаемых (Добровольский, Никитин, 2000; Герасимова и др., 2003; Структурно-функциональная..., 2003; Классификация и диагностика..., 2004).

Все многообразие техногенных воздействий на почвы и вызываемых ими нарушений можно сгруппировать в категории механических и химических, затрагивающих весь почвенный профиль или отдельные его горизонты. При механических воздействиях изменяется непосредственно твердая фаза либо создаются новые почвы; химические нарушения обычно сопровождаются преобразованиями жидкой и газовой фаз почвы.

Механические нарушения происходят в результате открытых и подземных горных разработок и в местах бурения и транспортировки при нефтегазодобыче. Горные разработки, при которых значительно нарушается территория, включают:

- разработки рудных полезных ископаемых – железных и полиметаллических руд, руд цветных металлов (свинец, медь, кадмий, золото, серебро, висмут, олово), редких и радиоактивных элементов, апатитово-нефелинового и фосфоритового сырья;

- нерудные разработки – строительные материалы (щебень, гравий, песок, известняк), калийные и поваренные соли, огнеупорные глины, абразивы, технические и драгоценные камни, мрамор и прочее;

- добычу ископаемого угля – бурого, каменного и антрацита.

Значительные нарушения почвенного покрова и формирование новых техногенных форм рельефа происходят и в

местах обустройства нефтегазопромыслов: бурения скважин, прокладки нефтепроводов, в процессе их эксплуатации – что приводит к частичному или полному уничтожению почвенного профиля.

Химические нарушения и преобразования происходят при добыче нефти и горючего газа, а также при разработках углей, содержащих сульфиды. Источниками нарушений являются сырья и товарная нефть, добываемая на промыслах, буровой раствор и его производные, обогащенные солями, кислотами, щелочами, ацетоном, тяжелыми металлами, используемыми при бурении и ремонте скважин, а также сильно минерализованные пластовые воды.

Химические нарушения почв происходят и на горных разработках, которые сопровождаются образованием конусообразных насыпных терриконов из пустой породы, поднятой на поверхность, хвостохранилищ и шламохранилищ. С них стекают техногенные потоки, содержащие многие соединения, которые являются источником загрязнения окружающей среды (Герасимова и др., 2003).

В связи с этим в научной литературе появились понятия «техногенные почвы», «техноземы», «почвоподобные образования», «техногенные поверхностные образования». Техноземы были описаны Л.В. Етеревской (1989) как псевдопочвы с насыпным гумусовым горизонтом. Н.П. Солонцева с соавторами (1990) в качестве техноземов выделила группу почв и почвоподобных тел, в которых отсутствуют генетические горизонты. Горизонты могут быть нарушены, перемешаны, уничтожены или к ним может быть добавлен природный материал. Наличие плодородного слоя в определении техноземов не обязательно, главным их свойством является техногенный механизм образования.

В ходе рекультивации нарушенных промышленностью территорий создаются почвоподобные тела, техноземы (Добровольский, Никитин, 1990). Техноземы состоят из одного или нескольких насыпных слоев и поверхностного плодородного слоя. Техноземы не имеют системы генетических горизонтов, но

обладают определенными почвенными экологическими функциями: продукционными, сорбционными, водо-миграционными.

В.И. Терентьев и П.А. Суханов (1998) под техноземами понимают искусственные почвоподобные, созданные или самообразовавшиеся тела с насыпным или развивающимся фрагментарным или сплошным гумусовым горизонтом.

В новой классификации почв России (Классификация и диагностика..., 2004) указано, что в настоящее время значительные площади (достаточные для того, чтобы быть объектом картографирования) на планете, в том числе и в нашей стране, занимают техногенные поверхностные образования (ТПО). Все эти поверхностные образования не являются почвами и при классификации и диагностике слои ТПО не рассматриваются как генетически сопряженные горизонты. В основе систематики и диагностики ТПО лежит характер вещественного состава субстратов, слагающих эти образования: морфологическое строение вскрытой или насыпной толщи, природное или искусственное происхождение, а также (в ряде случаев) химический состав материала, из которого состоят ТПО. На сегодня разработана систематика ТПО, состоящая из двух уровней – групп и подгрупп.

Группы ТПО выделяются по наиболее общим свойствам слагающего материала, которые определяют потенциальную возможность их последующего хозяйственного использования, рекультивации и/или возобновления почвообразования при поселении растительности. Учитывается также происхождение материала ТПО – естественное или искусственное.

Группа КВАЗИЗЕМЫ. Представляют собой гумусированные почвоподобные образования. Состоят из одного или нескольких слоев гумусированного или иного плодородного органогенного материала, которые могут подстилаться негумусированным, преимущественно минеральным материалом или чередоваться с ним. В пределах группы различают подгруппы: реплантоземы – целенаправленно созданные образования, которые характеризуются залеганием гумусированного слоя на

предварительно подготовленной поверхности нарушенных грунтов; урбиквазиземы – образования, гумусированный слой которых подстилает смесь минерального материала и специфических антропогенных включений в виде остатков строительных материалов, дорожных покрытий и пр.

Группа НАТУРФАБРИКАТЫ. Представляют собой поверхностные образования, лишенные гумусированного слоя и состоящие из природного минерального, органического и органоминерального материала. Различают следующие подгруппы: абралиты – вскрытый минеральный материал днищ и бортов карьеров и других горных выработок; литостраты – насыпные минеральные грунты вскрытых и вмещающих пород горнодобывающих и строительных предприятий, грунтовые насыпи и выровненные грунтовые площадки, создающиеся при разработке и обустройстве месторождений полезных ископаемых, строительстве поселков и пр.; органостраты – насыпной, складированный торф или иной природный органический материал; органолитостраты – смешанный несортированный органоминеральный материал. Обычно это предварительно срезанный и складированный для последующей рекультивации гумусированный мелкоземистый материал черноземов и других высоко- и глубоко-гумусированных почв.

Группа АРТИФАБРИКАТЫ. ТПО состоят из искусственных, не встречающихся в природе материалов промышленного и урбаногенного происхождения, залегают на почве или специально подготовленных площадках с нарушенными почвами. Включает подгруппы: артииндустраты – нетоксичный материал отвалов промышленной переработки естественных материалов: шлаки, зола и пр.; артиурбистраты – образованы отходами городских свалок; артифимостраты – состоят из жидких, полужидких и твердых органических материалов городских фекальных стоков (« поля орошения»), навозно-жижевых стоков животноводческих ферм, отходов деревообрабатывающей промышленности и пр.

Группа ТОКСИФАБРИКАТЫ. ТПО состоят из токсичных химически активных веществ, на которых без специальных

дезактивационных мероприятий долгое время невозможно выращивание культур и самозарастание. Это материалы шламо- и хвостохранилищ токсичных отходов некоторых промышленных предприятий, нефтепродуктов, ядовитые городские продукты, незакрытые отвалы ядохимикатов и др. Подгруппы выделяют те же, что в натур- и артифабрикатах. Они лишь отличаются токсичностью, при их обозначении добавляется словообразовательный элемент «токси» (Классификация и диагностика..., 2004).

2.2. Морфология и свойства ТПО

Морфология ТПО. При организации площадок для солеотвалов производились выравнивание поверхности, отсыпка водоотводных ложбин и дамб, перемешивание грунтов, поэтому были уничтожены природные почвы и на окружающей территории сформировались почвогрунты, которые выполняют функции почв. В соответствии с новой систематикой (Классификация и диагностика..., 2004) они были названы техногенными поверхностными образованиями (ТПО).

Морфологические признаки ТПО возле солеотвала СКРУ-1 в г. Соликамске описаны в четырех разрезах.

Разрез № 1. Расположен в 20 м от солеотвала под луговой растительностью.

Слой 0-3 см – бурого цвета, содержит много корней трав, непрочно комковатый, супесчаный.

Слой 3-20 см – красновато-бурого цвета, раздельно-бессструктурный, супесчаный, содержит мелкие железомарганцевые конкреции бурого цвета.

Слой 20-45 см – неоднородной окраски: на красновато-буром песчаном материале желто-бурые и палевые пятна глинистого состава, включает также остаточно карбонатный ломкий щебень, содержит много железомарганцевых конкреций.

С глубины 45 см – тяжелый суглинок желто-бурого цвета с палевыми пятнами и включениями твердого карбонатного щебня.

Разрез № 2. Расположен под изреженной растительностью в 40 м от солеотвала в месте разлива поверхностных соленых вод.

Слой 0-2 см – плитка светло-желто-буровой окраски, сухая, супесчаная, сильно уплотненная.

Слой 2-18 см – желто-буровый, с более темными гумусированными пятнами, рыхлый, непрочно комковатый, супесчаный.

Слой 18-24 см – неоднородной окраски, серый с желто-бурыми пятнами, увлажненный, супесчаный, непрочно комковатый.

Слой 24-55 см – желто-рыжий, увлажненный, рыхлый, неоднородного гранулометрического состава: с супесчаными и суглинистыми пятнами, слоями.

Слой 55-75 см – неоднородной окраски с зеленовато-серыми, желто-бурыми и палевыми пятнами, влажный, вязкий, тяжелосуглинистый.

Вскипает слой 0-2 см, затем заметное вскипание отмечается с глубины 50-60 см.

Общей чертой ТПО из разрезов № 1, 2 является отсутствие генетических горизонтов, легкий супесчаный состав поверхностных слоев, который на глубине 25-50 см сменяется вязкими тяжелосуглинистыми и глинистыми карбонатными грунтами. В соответствии с новой систематикой ТПО, представляющие собой вскрытый минеральный материал днищ и бортов карьеров и других выработок, лишенные гумусированного слоя и состоящие из природного минерального материала, отнесены к подгруппе абралинов, входящих в группу натурфабрикатов. Таким образом, ТПО из разрезов № 1, 2 являются абралитами.

Разрез № 3. Дерновая (серогумусовая) почва, образовавшаяся на абралиите.

Дернина мощностью 3 см оплетена корнями злаков, серого цвета. Структура грунта – комковато-зернистая.

3-12 см – серогумусовый горизонт серого цвета, мелкопесчаный, уплотненный; структура непрочно-комковатая.

Слой 13-75 см – светло-бурый песок, до 32 см плотный и сухой, с 32 см имеет более коричневую окраску, уплотненный и увлажненный. Структура – непрочно-пластинчатая. Встречаются первоточины, капролиты.

Слой с 75 см представлен элювием карбонатов, мелкозем – глинистый, сизовато-серого цвета; встречаются структурные элементы, имеющие некоторое сходство с призмами. Содержит обилие известковых плиток разной степени прочности размером 0,5-2 см. Увлажненный.

Разрез № 4. Литострат. Разрез сделан в 4 метрах от солеотвала, в ложбинообразном понижении среди техногенного микрорельефа. Почти лишен растительности. Поверхностный грунт имеет намывной характер, покрыт глинисто-песчано-солевой коркой толщиной 2 мм. Состоит из 4 слоев.

Слой 2-27 см – темно-буро-коричневого цвета, уплотненный, среднесуглинистый. В слое 0-7 см структурные элементы не выражены, в слое 7-13 см – структура пластинчатая, ниже – не четко выраженная призмовидная структура. На общем фоне встречаются пятна сизоватых оттенков с рыжими пятнышками, ярко-рыжие пятна, ржавый мицелий.

Содержит кирпич, угольки. Имеются следы вторичного минералообразования: светло-желтые кристаллы солей (возможно карбонаты и гипс), кристаллы красноватого цвета (хлориды калия?). Слегка увлажнен. Граница со следующим горизонтом – четкая по окраске.

Слой 27-42 см – мелкий песок коричнево-бурого цвета с сизым оттенком, бесструктурный, влажноватый. Граница со следующим слоем – заметная по механическому составу и цвету.

Слой 42-94 см отличается более светлой желтоватой окраской, встречаются сизоватые и рыжие пятнышки. Механический состав – средний суглинок с кусочками, прослойками глинистого материала. Имеет элементы структуры, близкие по форме к призматическим и плитчатым. Влажноватый.

Слой с глубины 94 см еще более светлого палево-желтого цвета, песчаный, местами есть сизоватые оттенки. Более влажный.

Разрез № 5. Заложен возле соленого пруда – накопителя солеотвала СКРУ-2 г. Соликамска. Растет бескильница. Корни злака плотно переплетают верхний сантиметровый слой. Слой 0-23 см бурого цвета имеет осветленные прослойки и языки, глинистый, уплотненный. Структура – слитнопылеватая. Ниже 23 см залегает глинистый плотный грунт, лишенный выраженных слоев и структуры. Окраска коричнево-бурая, есть сизовато-бурые оттенки, ржавые пятна, мелкие угольки.

Разрез № 6. Описан в 5 м от солеотвала СКРУ-2 г. Соликамска, под изреженной растительностью. Горизонты в профиле ТПО отсутствуют. По всей глубине (0-70 см) имеет однородную окраску красновато-бурого цвета, ореховатую структуру. Тяжелосуглинистый, увлажненный, уплотненный.

ТПО в разрезах № 5, 6 диагностированы как литостраты из группы натурфабрикатов (Классификация и диагностика..., 2004), т.к. они представляют собой насыпной, перемешанный минеральный грунт на площадке, созданной для солеотвала.

Разрез № 7. Описан возле солеотвала СКРУ-1 г. Соликамска на расстоянии 1-3 м. Поверхностный слой мощностью около 40 см желтовато-бурого цвета, тяжелосуглинистый, глыбистый, бесструктурный, каменистость 50-70 %.

ТПО из разреза № 7 был также отнесен к подгруппе литостратов, каменистость этого литострата связана с остаточным накоплением камней по мере растворения галитовых отходов.

Разрез № 8. Описан в г. Березники на расстоянии 5 м от солеотвала БПКРУ-1. Поверхностный слой 0-25 см имеет серый цвет, комковато-зернистую структуру, густо пронизанную корнями, суглинистый состав; содержит включения щебня. Слой 25-150 см – низинный торф темно-коричневого цвета, комковатый, влажный, содержит корни растений. ТПО из этого разреза отнесен к подгруппе органостратов (из группы натурфабрикатов), т.к. представляет собой торф, верхний слой которого обогащен нерастворимыми включениями галитовых отходов.

Солеотвал БПКРУ-1 был создан на месте болота с торфяно-глеевой почвой. В период исследований в зоне солеотвала

обнаружены ТПО, которые согласно новой систематике следует отнести к подгруппе органолитостратов – смешанного несортированного органо-минерального материала (Классификация и диагностика..., 2004). В нашем случае формирование органолитостратов связано с остатками торфа, смешанного с минеральным грунтом.

Ниже приведено морфологическое описание одного из органолитостратов.

Разрез № 9. Расположен на расстоянии 15 м от солеотвала под изреженной растительностью.

Слой 0-7 см – темно-бурый, густо переплетен корнями, комковатый, легкосуглинистый, влажный.

Слой 7-20 см – серо-бурый, комковато-пылеватый, неоднородной окраски, с темными кусочками торфа, встречаются ржавые прожилки, суглинистый, содержит много корней.

Слой 20-40 см – неоднородной окраски, сочетаются палевые, голубовато-серые пятна и ржавые пятна и примазки. Бесструктурный, легкосуглинистый, встречаются корни, сырой.

С глубины 40-42 см – грунтовая вода.

Мощность органогенных слоев в ТПО и доля торфа варьировали в значительных пределах, как это показывают данные по определению торфа, приведенные в разделе 2.2.

Показатели засоления и щелочности ТПО. В ТПО у солеотвалов г. Соликамска и Березники первоочередно изучили показатели засоленности и связанную с ними реакцию почвенного раствора (табл. 1). Степень засоления почв оценили по содержанию водорастворимых хлоридов (Классификация и диагностика почв СССР, 1977). Содержание ионов Cl⁻ в ТПО изменялось в широких пределах – от 0,1 до 6,6 мг-экв/100 г почвогрунта, соответственно слои ТПО были как незасоленными (менее 0,3 мг-экв/100 г), так и сильнозасоленными. Абралит из разреза № 1 был незасоленным по всем горизонтам, абралит из разреза № 2 имел слабую степень засоления. Литострат из разреза № 6 характеризовался среднезасоленными подповерхностными слоями. У органострата из разреза № 8 в разные слои имели засоление от слабого до сильного уровня.

Содержание водорастворимого натрия также изменялось в значительных пределах – от 0 до 1,6 мг-экв/100 г ТПО. Слои ТПО, содержащие больше ионов хлора, были обогащены натрием. Неравное содержание Na^+ и Cl^- обусловлено, по-видимому, присутствием других растворимых солей (хлоридов калия, магния, сульфатов магния, кальция).

Соответственно величине pH (табл. 1) ТПО зоны солеотвалов имели реакцию почвенного раствора от слабокислых до щелочных значений. Ощелачивание ТПО связано с постоянным поступлением ионов натрия из солеотвалов. Хлорид натрия является нейтральной солью. Щелочную реакцию в ТПО возле солеотвалов можно рассматривать как проявление солонцеватости. В почвах, содержащих натриевые соли, создаются условия для насыщения поглощающего комплекса ионами натрия путем вытеснения из него других катионов.

В ходе обменных реакций с катионами почвенного раствора поглощенный натрий может образовать с угольной кислотой гидролитически щелочную соль – соду, ощелачивающую почвы. Определенную роль в формировании pH сыграли исходные свойства минеральных грунтов. Так, щелочная реакция абралита в нижних слоях связана с карбонатностью грунтов (прослежено вскипание от соляной кислоты). Нейтральная и слабокислая реакция в нижних слоях органострата обусловлена исходными свойствами низинного торфа.

Емкость катионного обмена зависит от типа почвы, содержания основных катионо-поглощающих компонентов, гранулометрического состава. Увеличение ЕКО в поверхностных горизонтах почв, как правило, связано с накоплением в них органического вещества, в том числе гумуса.

У солеотвалов в минеральных ТПО гумуса очень мало, поэтому величина ЕКО зависит от минеральных компонентов и определяется прежде всего содержанием тонкодисперсных фракций гранулометрического состава. Она понижена (менее 20 мг-экв/100 г) у супесчаных слоев и повышена у суглинистых слоев абралитов (табл. 1).

Таблица 1

**Физико-химические и химические
свойства ТПО**

Таблица 1

Физико-химические и химические свойства ТПО

У суглинистого литостратата ЕКО составляет 23-25 мг-экв/100 г, она немного возрастала с глубиной в соответствии с увеличением количества мелких фракций гранулометрического состава.

В верхних слоях органолитостратата и органостратата ЕКО достигала 30-44 мг-экв/100 г, величина ее зависит от сочетания органической и минеральной компонент.

Содержание органического углерода. Содержание гумуса в почвах – важнейший показатель их плодородия. Гумус в почвах накапливается по мере развития процесса почвообразования, в зрелых почвах его запасы постоянно воспроизводятся за счет солнечной энергии и при участии живых организмов. Как правило, уничтожение почв, замена их на ТПО сопровождается потерей запасов почвенного органического вещества.

Исследуемые абралиты и литостраты характеризовались очень низким содержанием углерода гумуса (табл. 1). В природе менее 1 % гумуса содержат почвы, не имеющие гумусовых горизонтов, например, серо-бурые полупустынные почвы. Из-за молодости и токсичности ТПО гумусонакопление не выражено. Небольшое обогащение гумусом верхних слоев абралитов, вероятно, обусловлено не только биогенными процессами, но и дельвиальным наносом, что предполагает пониженный характер их залегания в рельефе.

Торфяный горизонт, формирующийся на поверхности в условиях постоянного избыточного увлажнения, характеризуется специфической консервацией органического вещества растительных остатков без превращения его в гумус. В пробах ТПО с территории солеотвала в г. Березники установлено наличие торфа, что позволило отнести исследуемые ТПО к подгруппе органостратов и органолитостратов. Наличие торфа в ТПО обусловлено расположением солеотвала на территории болота. Органическое вещество торфа определило повышенную емкость катионного обмена ТПО (табл. 1).

Содержание торфа в верхних слоях ТПО варьировало в широких пределах: от 2,5 % до 54,5 %. Неравномерное распределение торфа по территории солеотвала связано со

спецификой рекультивационных работ: выравнивание поверхности, отсыпка водоотводных ложбин, перемешивание грунтов и перемещение органоминерального материала.

Обменный натрий. В большинстве почв в составе поглощенных катионов преобладает кальций, второе место занимает магний. В кислых почвах (подзолистых и красноземах) среди поглощенных катионов значительную часть занимают водород и алюминий, а в солонцовых – натрий. Зональные дерново-подзолистые почвы также содержат обменные водород и алюминий; почвообразующие породы могут быть ненасыщенны либо насыщены основаниями, но, как правило, они не солонцеваты. Появление обменного натрия в ТПО связано с отходами производства солей.

Главным критерием при характеристике солонцовых почв считают количество поглощенного натрия. К солонцеватым относят почвы, содержащие более 5 % поглощенного натрия от емкости поглощения (Классификация..., 1977).

В ТПО зоны солеотвалов обменный натрий варьирует в широких пределах и связан с уровнем засоленности (табл. 2).

При доле натрия от 5 до 13 % емкости катионного обмена ТПО являются слабосолонцеватыми, однако встречались корнеобитаемые слои ТПО с долей натрия 37 % от емкости катионного обмена (табл. 2). Таким образом, по количеству обменного натрия ТПО характеризовались от слабосолонцеватых до сильносолонцеватых.

Попытки установить взаимосвязь обменного натрия и физических свойств солонцов дают весьма противоречивые результаты. По К.К. Гедройцу (1932), насыщение почвы натрием вызывает пептизацию коллоидов, что приводит к их вымыванию, разрушению структурных агрегатов и ухудшению физических свойств почвы (плотное сложение, вязкость и т.д.). Ионы натрия обусловливают повышение порога коагуляции почвенных частиц, препятствующей осаждению супензии. И.Я. Половицкий (1969) сообщает об отсутствии зависимости содержания обменного натрия с набуханием солонцов. К.П. Пак, В.В. Келерман (1967) не обнаружили количественной связи между физической

солонцеватостью и обменным натрием. Напротив, тесную связь количества ила с составом обменных оснований в каштановых почвах установили В.М. Володин (1971), Н.И. Базилевич и др. (1977), они выявили влияние обменного натрия на степень пептизации ила, а А.В. Новикова и др. (1972) – на иллювиацию солонцов.

Таблица 2

**Содержание обменного натрия в корнеобитаемом слое ТПО,
мг-экв/100 г**

ТПО	Диапазон изменений	M	m
Абралиты и литостраты, г. Соликамск	0,6 – 12,0	2,3	0, 98
Органостраты и органолитостраты, г. Березники	1,0 – 36,6	14,6	3, 88

Примечание. M – средняя арифметическая, m – ошибка средней.

По нашему мнению, из-за повышенного количества обменного натрия ухудшились физико-механические свойства ТПО; они приобрели вязкость, липкость, бесструктурность – в сыром состоянии, а твердость – в сухом состоянии, как это характерно для природных солонцовых почв.

Гранулометрический состав. Гранулометрический состав почв оказывает большое влияние на почвообразование и экологическое состояние почв. От гранулометрического состава почв и почвообразующих пород в значительной степени зависит интенсивность многих почвообразовательных процессов, связанных с превращением, перемещением и накоплением органических и минеральных соединений в почве, в том числе солей. Этот состав определяет водно-физические, физико-механические, воздушные, тепловые свойства, окислительно-восстановительные условия, поглотительную способность, накопление в почве гумуса, зольных элементов и азота.

По гранулометрическому составу исследуемый абралит у солеотвала СКРУ-1 г. Соликамска (табл. 3) имел связнопесчаный

поверхностный слой и супесчаные подповерхностные слои с низким содержанием тонкодисперсных фракций ила и повышенным содержанием среднего песка. Однако благодаря подстилающим породам в нижних слоях возрастаюло количество ила и мелкой пыли при уменьшении доли среднего песка. Эти слои имеют тяжелосуглинистый состав. Вероятно, утяжеление гранулометрического состава в нижних слоях абралита создает водоупор, на котором задерживаются минерализованные воды, легко проникающие через верхние супесчаные слои.

Литострат у солеотвала СКРУ-2 имеет среднесуглинистый состав с пониженным содержанием песка и повышенной долей крупной пыли. От верхних слоев к нижним увеличивалось содержание ила за счет некоторого уменьшения фракции средней и мелкой пыли.

Таким образом, ТПО зоны солеотвалов СКРУ-1, СКРУ-2 и БПКРУ-1 были отнесены к группе натурфабрикатов, подгруппам: абралиты, литостраты, органостраты и органолитостраты. Гранулометрический состав, емкость катионного обмена и количество органического углерода в ТПО обусловлены в первую очередь исходными свойствами органических (торф) и минеральных грунтов (супесчаные, суглинистые породы).

С техногенным засолением связаны преимущественно такие свойства ТПО, как содержание водорастворимых ионов, насыщенность обменным натрием, щелочность почвенного раствора.

Таблица 3

**Гранулометрический состав ТПО зоны
солеотвалов**

2.3. Содержание легкоподвижных соединений в корнеобитаемых слоях ТПО

На территории Российской Федерации процессу засоления подвержены значительные площади (более 27 млн. га), прежде всего в Нижнем Поволжье, Алтае, Западной и Восточной Сибири, Южном Зауралье (Комплексная программа..., 1985). Источниками солей служат продукты выветривания горных пород, осадочные породы, эоловые соли. Засоляющие ионы накапливаются в почвах, грунтовых водах, континентальных отложениях, материнских породах, атмосфере, атмосферных осадках и живых организмах, т. е. во всех элементах экосистемы (Ковда, 1946, 1949, 1973; Перельман, 1975).

В настоящее время развитие засоления связано не только с природными факторами, но и с последствиями антропогенной деятельности. Самым мощным фактором техногенного воздействия на галогенез было и остается орошение. При орошении нарушается водно-солевой баланс территории за счет дополнительного поступления солей с поливными водами, активации грунтовых солей, а главное, из-за подъема грунтовых вод в результате неумеренных поливов (Приходько, 1996; Козловская, 2001; Стасюк, 2001; Андреева, 2002).

В последнее столетие засоление экосистем связано с синтезом солей в производстве минеральных удобрений, с выходом на поверхность рассолов при нефтедобыче или подземном строительстве, с использованием антигололедных средств на дорогах.

Подщелачивание в верхних горизонтах почв наблюдалось при свежем нефтяном загрязнении и засолении нефтепромысловыми сточными водами; отмечалось резкое увеличение содержания обменного натрия и формирование техногенных солонцов и солончаков (Сулейманов, 2010). Под воздействием хлоридно-натриевого засоления нефтепромысловых вод в светло-серых лесных почвах Приуралья значительно уменьшилось содержание агрономических ценных фракций в пахотном слое, резко снизился коэффициент структурности;

почвы значительно уплотнились, ухудшился их водный режим (Ганиев и др., 2000).

А.Г. Хоменков (2002) отмечает, что засоление почв в Прикамье происходит в результате выхода на поверхность сильноминерализованных пластовых вод при эксплуатации нефтяных месторождений.

Д.В. Водолазский (2000) проследил эволюцию дерново-подзолистых почв при взаимодействии с сернокислыми стоками, прошедшими через сульфидсодержащие грунтосмеси угольных отвалов. За период нескольких десятков лет дерново-подзолистые почвы засолялись вплоть до образования техногенных солончаков, изменились параметры физико-химического обмена, усилился кислотный гидролиз почвенных компонентов, уменьшилось содержание кальция в 2-10 раз, магния в 2-7 раз, одновременно содержание протонов водорода возросло в 7 раз, а алюминия – в 2-6 раз. Увеличилась общая кислотность почв.

С.Н. Жариковым (2000) исследованы дерново-подзолистые песчаные почвы Белорусского Полесья, трансформированные вследствие поступления на поверхность концентрированных рассолов в районе строительства подземных хранилищ углеводородов в пластах каменной соли. При достаточно мощном выбросе рассола из точечного источника формируются техногенные солончаки.

В.Е. Рябой и А.В. Селиванов (2000) установили, что одна из характерных черт городских почв Калининграда – засоление вследствие применения противогололедных солей. В результате формируются солонцеватые почвы, что неблагоприятно оказывается на росте и развитии растений.

Н.В. Козловская (2001) показала, как изменились почвы и растительный покров под влиянием пластовых минерализованных вод при нефтедобыче в условиях Удмуртии. При засолении светло-серых лесных, дерново-подзолистых супесчаных, дерново-подзолистых суглинистых почв происходило проникновение натрия в почвенный поглощающий комплекс и подщелачивание почв. В травяном покрове резко уменьшилось количество видов растений и снизилось значение общего проективного покрытия.

В Подмосковье проверили устойчивость почв к засолению. Слабоустойчивые к засолению – подзолы и сильноподзолистые почвы, среднеустойчивые – дерново-средне- и сильноподзолистые, торфяно-глеевые, бурые лесные, устойчивые – лугово-глеевые, аллювиальные дерновые (Василевская и др., 1997).

Таким образом, в результате антропогенного воздействия процессы вторичного засоления стали проявляться не только в недостаточно увлажненных районах традиционного развития засоленных почв, но и в районах влажного климата, где ранее засоление почв не наблюдалось.

Засоленные почвы содержат в своем профиле легкорастворимые соли в токсичных для сельскохозяйственных растений количествах. В группу нейтральных легкорастворимых солей входят хлориды: NaCl (галит), MgCl_2 (бишофит), $\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ (гидрофилит). Бишофит и гидрофилит очень гигроскопичны и образуют мокрые солончаки. К нейтральным легкорастворимым солям относятся также сульфаты: $\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$ (мирабилит), $\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (тэнардрит), $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (эпсамит). Сульфаты легко теряют кристаллизационную воду, формируют пухлые солончаки; они менее токсичны, чем хлориды ($\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 2\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (левеит), $\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 2\text{CaSO}_4$ (глауберит) (Вальков и др., 2004).

Легкорастворимые щелочные соли способны повысить pH почвы до величин, угнетающих растения. Широко распространены в щелочных горизонтах почв бикарбонаты и карбонаты натрия $\text{Na}_2\text{CO}_3 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$ (пищевая сода), $\text{Na}_2\text{CO}_3 \cdot \text{NaHCO}_3 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (трона). Они обладают высокой растворимостью, pH раствора около 9. Щелочную реакцию создают и карбонаты магния: $\text{MgCO}_3 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$ (магнезит), $\text{MgCO}_3 \cdot \text{Mg}(\text{OH})_2 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$ (магнезия); при гидролизе они могут повысить pH до 9,1-9,8.

Степень токсичности солей определяется их составом и растворимостью: чем легче соли проникают в растение, тем более они ядовиты. Особенно ядовита сода, менее токсичен сернокислый натрий. Сернокислый кальций безвреден, но в

почвах он является спутником других солей и поэтому большое его содержание в почвах служит показателем их низкого плодородия (Строгонов, 1962). По степени вредности для большинства сельскохозяйственных растений соли расположили в убывающем ряду $\text{Na}_2\text{CO}_3 > \text{NaHCO}_3 > \text{NaCl} > \text{NaNO}_3 > \text{CaCl}_2 > \text{Na}_2\text{SO}_4 > \text{MgCl}_2 > \text{MgSO}_4$ (Вальков и др., 2004).

В наших исследованиях было установлено, что в корнеобитаемых слоях ТПО содержание водорастворимых ионов отличалось существенной изменчивостью (табл. 4). В соответствии с принятой градацией по сумме солей (Классификация..., 1977) состояние поверхностных слоев варьировало от незасоленного уровня до сильной степени засоления. Средним и высоким засолением (до 2,23 %) характеризовались абралиты и литостраты супесчаного и суглинистого состава, находящиеся на расстоянии около 1-5 м от солеотвалов СКРУ-1 и СКРУ-2 (табл. 4). Эти же ТПО, расположенные в радиусе нескольких десятков метров, были преимущественно не засолены (0,01-0,3 %), или имели слабую и среднюю засоленность.

При низкой эффективности системы водооттоков у солеотвалов скапливаются поверхностные воды и формируются соленые лужи, ручьи, пруды; зона засоления почв расширяется.

В засоленности корнеобитаемых слоев органолитостратов и органостратов у солеотвала БПКРУ-1 отмечалась высокая изменчивость; на всей обследованной территории до ограничивающих дорог встречались как незасоленные участки, так и сильнозасоленные (0,05-3,73 % солей) (табл. 4). Это связано с отсутствием дамбы у солеотвала, засоление распространилось на всю территорию разлива соленых вод.

Содержание Cl^- в ТПО у солеотвала СКРУ-1 варьировало в пределах 0,29-1,68 мг-экв/100 г в радиусе 1-5 м от солеотвала и 0,14-0,34 мг-экв/100 г в радиусе нескольких десятков метров (табл. 4). У ТПО солеотвала СКРУ-2 содержание Cl^- изменялось от 0,08 до 0,94 мг-экв/100 г, а в радиусе 1-5 м в отдельных местах достигало 34,48 мг-экв/100 г.

Таблица 4

**Показатели засоленности и щелочности в
корнеобитаемых слоях ТПО**

Таблица 4

**Показатели засолености и щелочности в
корнеобитаемых слоях ТПО**

В органолитостратах и органостратах возле солеотвала БПКРУ-1 отмечено очень высокое варьирование содержания Cl^- в корнеобитаемом слое (0,09-74,11 мг-экв/100 г).

В целом, за исключением ближайших к солеотвалу участков, уровень содержания ионов хлора в корнеобитаемых слоях ТПО при близости огромных запасов хлоридов относительно невысок. По-видимому, водорастворимые ионы хлора легко вымываются в условиях влажного климата таежно-лесной зоны, слабо выражена испарительная концентрация солей.

Содержание ионов Na^+ на территории солеотвалов СКРУ-1 и СКРУ-2 в радиусе нескольких десятков метров колебалось в пределах 0,05-1,12 мг-экв/100 г, непосредственно же у солеотвалов значения достигали величины 0,73-36,48 мг-экв/100 г (табл. 4). Возле солеотвала БПКРУ-1 содержание ионов Na^+ было в пределах 19,36-113,15 мг-экв/100 г, а на удалении – 0,10-48,98 мг-экв/100 г. Натрий может удерживаться почвой в поглощенном состоянии в отличие от ионов хлора. Промывание приведет к удалению водорастворимых ионов, однако часть натрия остается в ППК и это связано с почвенными коллоидами.

На всей территории в исследуемых корнеобитаемых слоях ТПО в значительной степени колебалось содержание водорастворимых ионов Ca^{2+} и Mg^{2+} (0,05-6,26 мг-экв/100 г). Для зональных подзолистых кислых почв характерна обедненность этими катионами, в ТПО же встречаются участки с очень высоким содержанием ионов Ca^{2+} и Mg^{2+} ; возле солеотвала СКРУ-1 это связано с обнажением коренных пермских карбонатных пород.

Кроме того, из солевых отходов в ТПО поступают сульфаты кальция и магния

Содержание сульфатов в верхних слоях ТПО также значительно. Наибольшее их количество наблюдалось на расстоянии 1-5 м от солеотвалов СКРУ-1 и СКРУ-2 (0,67-19,92 мг-экв/100 г), на расстоянии нескольких десятков метров находилось в пределах 0,01-3,58 мг-экв/100 г. У солеотвала БПКРУ-1 участки с высоким содержанием сульфатов встречались по всей обследованной территории (0,15-14,78 мг-экв/100 г). По-видимому, этот анион поступает из отходов, хотя и не является

основным компонентом вещества солеотвала (содержание не превышает 1,5 %); накопление его в почве обусловлено меньшей растворимостью и подвижностью сульфатных солей по сравнению с хлоридными. Перевод данных водной вытяжки в солевую форму в соответствии с растворимостью солей (Классификация..., 1977) показал, что в пробах с высоким содержанием ионов кальция и сульфатов присутствует гипс.

Содержание водорастворимого калия в корнеобитаемых слоях ТПО у солеотвала СКРУ-1 изменялось в пределах 0,11-0,72 мг-экв/100 г, в ТПО у солеотвала СКРУ-2 – 0,02-0,21 мг-экв/100 г, в ТПО солеотвала БПКРУ-1 – 0,08-9,28 мг-экв/100 г. Калий поступает из солеотвалов, между содержанием водорастворимых Na^+ и K^+ в верхнем слое ТПО существует достоверная регрессионная зависимость: $y=-0,55+3,24x$, $R=0,57$, $F=20$.

Общая щелочность водной вытяжки из корнеобитаемых слоев у солеотвала СКРУ-1 была наибольшей и составляла 0,17-1,66 мг-экв/100 г, что в значительной степени связано с присутствием гидролитически щелочных карбонатов кальция и магния (слой ТПО «вскипают»). У солеотвалов СКРУ-2 и БПКРУ-1 общая щелочность не проявлялась либо была невелика (0-0,4 мг-экв/100 г).

С общей щелочностью связана реакция почвенного раствора (табл. 4), которая в исследуемых слоях ТПО колебалась от слабокислой ($\text{pH}=6$) до щелочной ($\text{pH}=8,7$). При pH почвенного раствора более 8,5 культурные растения перестают нормально развиваться. Как известно, засоление почв сопровождается повышением щелочности. Основными причинами щелочной реакции почв являются поглощенный натрий и содержание свободной нормальной или двууглекислой соды. Перевод ионного состава водной вытяжки в солевую форму (в соответствии с растворимостью солей) показал, что в корнеобитаемых слоях ТПО у солеотвалов СКРУ-2 и БПКРУ-1 отсутствует двууглекислая сода. В слоях ТПО у солеотвала СКРУ-1 в некоторых пробах отмечалось появление двууглекислой соды,

такая особенность, по-видимому, обусловлена обменными реакциями с карбонатами подстилающих пород.

Элементы минерального питания растений в условиях техногенного загрязнения могут быть избыточными или резко дефицитными. Корнеобитаемые слои ТПО были проверены на содержание подвижных форм калия и фосфора.

В почвах основная часть K^+ входит в состав кристаллической решетки первичных и вторичных минералов в прочносвязанной форме (биотит, мусковит, калиевые полевые шпаты); для растений доступен калий поглощенный и в форме простых солей, но доля его незначительна.

Результаты показали, что содержание подвижного калия в абралитах и литостратах супесчаного и суглинистого состава варьирует в пределах 6,45-79,7 мг/100 г (табл. 5). Для органостратов и органолитостратов г. Березники характерна еще большая изменчивость показателей – 0,73-82,55 мг /100 г. При содержании подвижных соединений калия более 20 мг/100 г почва считается высокообеспеченной (Мякина, Аринушкина, 1979). Высокий уровень содержания подвижного калия в ТПО обусловлен его поступлением из отходов.

В минеральных соединениях почв фосфор представлен большей частью малоподвижными формами, а содержание подвижных соединений фосфора незначительно. Вытяжкой по методу Кирсанова из почв извлекаются фосфаты кальция и магния, а также часть фосфатов полуторных окислов (Мякина, Аринушкина, 1979). В природных условиях фосфор аккумулируется в верхних горизонтах почв в результате избирательного накопления растениями.

Содержание фосфора в корнеобитаемых слоях абралитов и литостратов супесчаного и суглинистого состава варьировало в пределах 0,08-3,22 мг /100 г (табл. 5). Для органостратов и органолитостратов характерно содержание 0,56-1,89 мг/100 г. Эти данные показывают, что подвижный фосфор содержится в ТПО в дефиците, количество его менее 3 мг/100 г оценивается как очень низкое (Мякина, Аринушкина, 1979). Фосфор не поступает из

солевых отходов, а его биогенная аккумуляция не выражена в молодых ТПО.

Таким образом, установлено, что содержание легкоподвижных соединений в корнеобитаемых слоях ТПО в значительной степени зависит от устройства территории, окружающей солеотвал. Благодаря устройству дамб и водостоков возле солеотвалов СКРУ-1 и СКРУ-2 устойчивое и высокое техногенное засоление отмечалось преимущественно на расстоянии 1-5 м от солеотвала. На протяжении от 5 м до 90-100 м (до «барьеров» в виде автомобильных дорог) от солеотвалов проявлялось преимущественно неустойчивое засоление с низкими показателями содержания засоляющих ионов. Возле солеотвала БПКРУ-1 разливы соленых вод создали зону засоления корнеобитаемых слоев ТПО на всем обследованном участке. В ТПО с высоким уровнем засоления хлоридами натрия установлено накопление сульфатов кальция.

Таблица 5

Содержание подвижных форм фосфора и калия в корнеобитаемом слое ТПО, мг/100 г

Показатели	Диапазон изменений	M	m
Абралиты и литостраты солеотвалов, г. Соликамск			
P ₂ O ₅ подвижный	0,08 – 3,22	0,65	0,10
K ⁺ подвижный	6,45 – 79,7	36,78	3,30
Органостраты и органолитостраты, г. Березники			
P ₂ O ₅ подвижный	0,56 – 1,89	1,00	0,13
K ⁺ подвижный	0,73 – 82,55	38,58	9,01

Примечание. M – средняя арифметическая, m – ошибка средней.

Техногенное засоление независимо от природы минеральных и органогенных грунтов (карбонатных или некарбонатных, насыщенных или ненасыщенных основаниями) сопровождалось подщелачиванием верхних слоев ТПО; величины pH свидетельствуют о преобладании слабощелочной и щелочной среды.

Отходы производства солей существенно обогатили корнеобитаемые слои ТПО подвижным калием. Низкие запасы подвижного фосфора в ТПО обусловлены химическими особенностями минеральных и органогенных грунтов.

Глава 3. Микроэлементный состав ТПО

3.1. Техногенное загрязнение почв

С развитием металлургической, горнодобывающей промышленности и теплоэнергетики происходит изъятие химических элементов из горных пород и рассеивание их на поверхности Земли. А.И. Перельман (1989) для прогнозной оценки участия химических элементов в загрязнении окружающей среды ввел понятие «технофильность» – отношение ежегодной добычи элемента в тоннах к его среднему содержанию в земной коре. Среди элементов, обладающих наиболее высокой технофильностью, выделяется группа, получившая название «тяжелые металлы»: свинец, кадмий, цинк, хром, медь, молибден и др. К этой группе относится более 40 химических элементов периодической системы Д.И. Менделеева с атомными массами свыше 50 а.е. Иногда тяжелыми металлами называют элементы, которые имеют плотность более 8000 кг/м³ (кроме благородных и редких) (Химическое загрязнение..., 1991). Элементы из группы тяжелых металлов отнесены к наиболее опасным загрязнителям, в первую очередь это свинец, кадмий, ртуть, медь, олово, ванадий, хром, молибден, марганец, кобальт и никель (Состояние окружающей среды..., 1980).

Главными носителями тяжелых металлов в почвах являются вторичные минералы, гидроксиды и оксиды полуторных

элементов, а формами присутствия – водорастворимая, обменная, окклюдированная R_2O_3 , в кристаллической решетке вторичных минералов (изоморфное замещение) и в их межплоскостном пространстве, в первичных минералах (Ильин, 1991).

Содержание и поведение металлов в почвах контролируется многими факторами: механическим и минералогическим составом почв и почвообразующих пород, направлением и глубиной процесса почвообразования, миграцией и аккумуляцией солей, окислительно-восстановительными и кислотно-щелочными условиями, подпитыванием грунтовыми водами и др. Изменение состава почвы при техногенном загрязнении тяжелыми металлами приводит к увеличению кислотности почв, повышению общего количества металлов и их подвижных форм, вызывает подавление деятельности биоты, что сказывается на минеральном питании растений. Избыток тяжелых металлов угнетает процесс разрушения органических веществ, интенсивность их минерализации, ингибитирует накопление азота в почве, процессы аммонификации и нитрификации (Зырин, 1981; Таргульян, 1983; Мониторинг ..., 1987; Глазовская, 1989; Обухов, 1989; Перельман, 1989; Садовникова, 1989; Орлов, 1998).

Среди основных экологических свойств тяжелых металлов как загрязнителей следует отметить их способность концентрироваться в пищевых цепях до токсического уровня и в силу этого воздействовать на функционирование биоты и влиять на человека. В отличие от многих других загрязнителей, тяжелые металлы, поступающие на поверхность почвы, накапливаются в почвенной толще, особенно в верхних гумусовых горизонтах, и медленно удаляются при выщелачивании, потреблении растениями, эрозии и дефляции. Период их полуудаления из почвенного субстрата значительно варьирует для разных элементов и разных условий, но во всех случаях продолжителен во времени: составляет для Zn – от 70 до 510 лет; для Cd – от 13 до 10 лет; для Cu – от 310 до 1500 лет; для Pb – от 740 до 5900 лет (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Устойчивость техногенных металлов приводит к их постепенной концентрации в почвах и

растениях, в пищевой цепи - с нарастанием к верхним звеньям в сотни тысяч раз (Химия..., 1982; Raymond, 1996).

Техногенное загрязнение существенно влияет на характер и структуру растительного покрова территорий, прилегающих к промышленным предприятиям. И.Н. Лозановской и др. (1998) соединения тяжелых металлов по их токсичности для растений выстроены в следующий ряд: кадмий \geq никель \geq цинк \geq марганец \geq медь \geq свинец \geq ртуть. Загрязнение может прямо или косвенно изменять толерантность и реакцию растений на стресс, влиять на их взаимодействие с возбудителями болезней, на действие абиотических факторов.

3.2. Содержание микроэлементов в ТПО

Как было указано выше, добыча минеральных ресурсов из недр планеты сопровождается рассеиванием тяжелых металлов и загрязнением ими наземных экосистем. Одной из задач наших исследований являлось установить особенности формирования микроэлементного состава ТПО. Изучен микроэлементный состав верхних слоев ТПО возле солеотвалов СКРУ-1, СКРУ-2 (табл. 6).

Среднее содержание элементов в ТПО сравнили со средними мировыми значениями (кларками почв) по А.П. Виноградову (1957, 1962). Для анализа данных построена диаграмма (рис. 1), на которой содержание элементов выражено через кларк концентрации (КК) и кларк рассеивания (КР). Для элементов с содержанием в ТПО выше кларка почв рассчитан КК, как С/К, где С – содержание элемента в ТПО, К – кларк. Для элементов с содержанием ниже кларка почв был рассчитан КР=К/С.

Роль почвенно-геохимического фактора оценили путем сравнения состава ТПО с микроэлементным составом дерново-подзолистой почвы. По сравнению с дерново-подзолистой почвой, в ТПО в 1,5-2,5 раза повышенено количество Cu, Mn, Pb, V и меньше, чем в почве содержится Sn, Cr, Ti, Zn (табл. 6).

Рис. 1. Содержание микроэлементов в ТПО в
сравнении с мировыми значениями (кларками
почв) по А.П. Виноградову (1957)

Таблица 6

Содержание тяжелых металлов, мг/кг

Элемент	Содержание в нерастворимом остатке отходов	Содержание в ТПО	Содержание в дерново-подзолистой почве	Кларк по Виноградову (1962)
Ni	50	53 ± 4	40	40
Co	21	22 ± 2	18	8
Cr	75	99 ± 10	200	200
Mn	4000	3190 ± 395	1500	850
V	110	110 ± 15	70	100
Cu	135	119 ± 15	50	20
Zn	90	99 ± 6	150	50
Pb	40	35 ± 3	18	10
Mo	3	$2,9 \pm 0,2$	-	2,0
Ba	400	450 ± 48	500	500
Sr	350	280 ± 20	200	300
Sn	3	$3,9 \pm 0,2$	4	10,0
Li	35	22 ± 4	-	30

Примечание. Знак «-» – отсутствие данных.

Рассчитан коэффициент техногенной концентрации (КТК) как отношение между средним содержанием элемента в верхних слоях ТПО к его среднему содержанию в гумусовом горизонте зональной почвы (рис. 2), который показал данные превышения по металлам в ТПО.

Нерастворимый остаток галитовых отходов из солеотвалов может быть существенным фактором формирования химических свойств поверхностных слоев ТПО, т.к. накапливается после растворения солей. Микроэлементный состав ТПО характеризовался повышенным содержанием Co, Cu, Zn, Pb и особенно Mn, по сравнению с кларками почв и дерново-подзолистой почвой (табл. 6). Проведено сравнение концентрации

микроэлементов в ТПО и в нерастворимом остатке отходов, рассчитан КТК (рис. 3), который показал, что ТПО относительно обогащены Cr, V, Sn, Ti, Co.

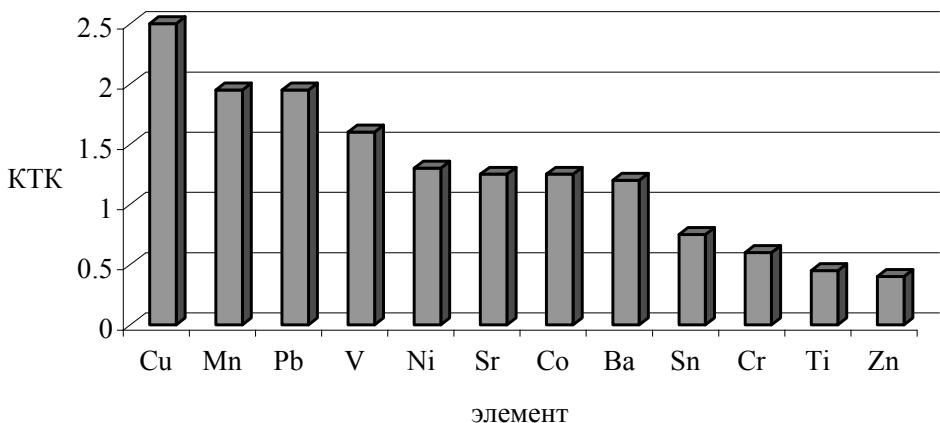


Рис. 2. Коэффициенты техногенной концентрации элементов в ТПО по отношению к дерново-подзолистой почве

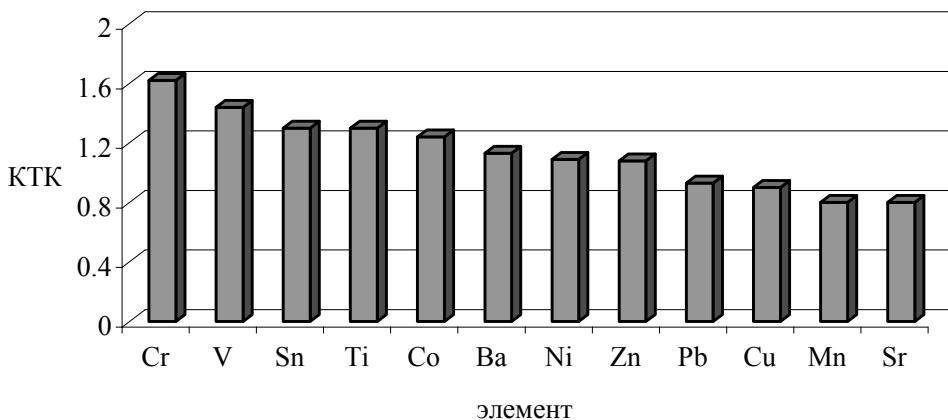


Рис. 3. Коэффициент техногенной концентрации (КТК) элементов в ТПО по отношению к нерастворимому остатку галитовых отходов

Обогащение ТПО Cu, Mn, Pb, Co в значительной степени обусловлено техногенным фактором, т.к. количество этих элементов повышенено в нерастворимом остатке отходов. Уровень содержания остальных микроэлементов, по-видимому, является региональной особенностью почв и почвообразующих пород Предуралья.

Таким образом, данные по микроэлементному составу показали, что химические особенности ТПО обусловлены как химизмом почвогрунтов, так и влиянием отходов производства солей. Обогащение ТПО Cu, Mn, Pb, Co относительно зональной почвы в большой степени связано с повышенным содержанием этих элементов в нерастворимом остатке отходов.

Глава 4. Синантропная растительность зоны воздействия солеотвалов

4.1. Синантропизация растительного покрова

В условиях антропогенного воздействия на природу все более актуальными становятся проблемы, связанные с процессом синантропизации растительного покрова. Под понятием «синантропизация» растительного покрова понимают совокупность современных и прошлых изменений, произошедших под влиянием хозяйственной деятельности человека. Процесс синантропизации проявляется на уровне от популяции до экосистемы. Формы проявления синантропизации разнообразны: внедрение в состав растительных сообществ синантропных видов растений, замена естественных сообществ производными и синантропными, уменьшение разнообразия, обеднение состава, упрощение структуры, снижение продуктивности и стабильности растительных сообществ. В основе синантропизации лежит процесс замещения эндемичных компонентов сообществ космополитными; организмов, приуроченных к узкому кругу местообитаний – организмами, живущими в самых разнообразных

местах обитания; видов, характерных для определенного региона – видами-пришельцами. Синантропизация сопровождается обеднением аборигенной флоры, стираются региональные черты растительности, утрачивается генофонд, упрощается и унифицируется растительный покров, снижается биологическая продуктивность биосферы. В целом процесс синантропизации является нежелательным следствием «коадаптации» природы к влиянию человека (Kornas, 1981; Falinski et al., 1998; Миркин, Наумова, 1998; Горчаковский, 1999; Абрамова, Миркин, 2000).

В сообществах местных видов повысилась доля участия растений, которые оказались адаптированными к нагрузкам антропогенного пресса. Это виды так называемой рудеральной ориентации, которые в естественных условиях были связаны с локальными нарушениями, вызванными естественными факторами (пожары, вытаптывание растительности у водопоев и т.д.). При нарушении растительности человеком на больших площадях эти виды получают конкурентные преимущества и становятся массовыми (доминантными). Особенно значимо возникновение новых техногенных фитоценозов в индустриальных ландшафтах, где изменение химизма субстрата снижает всхожесть и ослабляет конкурентоспособность видов природной флоры (Ставровский и др., 1996).

Самым простым критерием для оценки уровня синантропизации является определение доли синантропных видов в растительности сообщества или синтаксона (Мартин и др., 1974; Dierschke, 1984; Чичев, 1985; Абрамова, Миркин, 2000).

П.Л. Горчаковский (1979) выделил 3 стадии деградации луговых сообществ. Каждая стадия характеризуются преобладанием (доминированием) одного или нескольких видов над другими. Для луговых ассоциаций, относящихся к первой стадии деградации, характерно относительно высокое флористическое богатство. В составе их травостоя насчитывалось от 41 до 46 видов. Доминируют обычно луговые злаки или некоторые представители разнотравья. Синантропных видов - 2-7.

На второй стадии общее число видов в отдельных ассоциациях снижается до 33-34. Синантропных растений на этой

стадии больше, чем на предыдущей. На третьей стадии деградации общий видовой состав еще более беден (18-23 вида), снижается доля участия злаковых и бобовых, а численность синантропных видов увеличивается или остается прежней.

4.2. Влияние техногенного засоления на состав растительности у солеотвалов

Видовой состав растительности и обилие по шкале Браун-Бланке учитывался на участках устойчивого повышенного и неустойчивого засоления у солеотвалов (табл. 7, 8, 9). Метод Браун-Бланке широко применяется при классификации сообществ, особенно синантропного характера, его используют многие синтаксономисты как за рубежом, так и у нас в стране (Костылев, 1989; Mucina, 1989; Ишбирдина, 1990; Анищенко, 1991; Hard, 1997).

При организации площадок для солеотвалов растительность почти полностью была уничтожена, поэтому начало формирования растительных группировок приблизительно совпадает с возрастом солеотвалов: для солеотвалов СКРУ-1 и СКРУ-2 – 30-35 лет, БПКРУ-1 – 50 лет. В настоящее время здесь представлены сообщества синантропных видов растений. К условиям техногенного засоления приспособились преимущественно адвентивные растения, которые в данном регионе произрастают у дорог, рядом с жильем, в посевах сельскохозяйственных растений (Овеснов, 1997).

В составе растительности возле солеотвалов СКРУ-1 и СКРУ-2 в течение всех лет наблюдений заметно выделялись две растительные группировки, произрастающие в зонах устойчивого и неустойчивого засоления.

В зоне устойчивого засоления (1-5 м от солеотвала) растительные сообщества характеризовались низким проективным покрытием (не более 10-30 %) и низким видовым разнообразием (табл. 7). Характерными видами являлись молокан татарский (*Lactuca tatarica*), марь сизая (*Chenopodium glaucum*),

бескильница расставленная (*Puccinellia distans*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), одуванчик (*Taraxacum* sp.), мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara*). Кроме того, встречались злаки (*Agropyron repens*, *Bromus inermis*, *Poa pratensis*), другие маревые (*Atriplex calotheca*, *A. patula*), представители разнотравья (*Artemisia vulgaris*, *Leucanthemum vulgare*, *Melilotus albus*, *Polygonum aviculare*).

Практически ежегодно в данной растительной группировке произрастало не более 10 видов, некоторые виды встречались не каждый год при ничтожном покрытии либо в виде единичных экземпляров. На фоне низкого видового разнообразия преобладали синантропные виды. Таким образом, к условиям высокого техногенного засоления приспособились преимущественно адвентивные растения, некоторые из них характеризуются эффективными механизмами солеустойчивости, т.к. обитают в солонцовых и солончаковых экосистемах лесостепного Зауралья – *Puccinellia distans*, *Lactuca tatarica*, *Chenopodium glaucum*, *Atriplex patula*, *Calamagrostis epigeios* (Конспект флоры..., 1999).

Преобладающую часть площадок у солеотвалов СКРУ-1 и СКРУ-2 (зона неустойчивого засоления на расстоянии 5-90 м от солеотвала) занимали рудеральные сообщества с преобладанием многолетних злаков (*Calamagrostis epigeios*, *Bromus inermis*, *Agropyron repens*, *Phleum pratense*) и элементами разнотравья (*Lathyrus pratensis*, *Leucanthemum vulgare*, *Melilotus albus*, *Trifolium repens* и др.); проектное покрытие составляло 100 % (табл. 8). Данная растительная группировка представляет собой предшествующую лугам стадию восстановительных сукцессий.

В зоне воздействия солеотвала БПКРУ-1 не наблюдалось четкого деления растительности на группировки из-за распространения засоления по всей территории. На пробной площадке сильно выражен микрорельеф – бугры, ямы. В понижениях микрорельефа во всей зоне воздействия встречались соленые лужи. Участки суши отличались небольшим видовым разнообразием. Были места полностью лишенные растительности, покрытые щебнем. На органостратах и органолитостратах

преобладающими видами являлись марь сизая (*Chenopodium glaucum*), молокан татарский (*Lactuca tatarica*), злаки – вейник наземный и бескильница расставленная (*Calamagrostis epigeios*, *Ruccinellia distans*), мать-и-мачеха (*Tussilago farfara*), а также поросль березы повислой (*Betula pendula*) и ивы (*Salix* sp.) (табл. 9). Кроме того, на гидроморфных ТПО БПКРУ-1 произрастали ива и иван-чай узколистный.

Все исследуемые растительные сообщества относятся к третьей, самой сильной, стадии деградации (по: Горчаковский, 1979). При общей бедности видового состава растительности большинство видов растений являются синантропными.

Несмотря на то что процесс синантропизации сообществ в целом – нежелательный компонент антропогенной эволюции растительности, полностью признать вредными и подлежащими уничтожению синантропные сообщества нельзя. В большинстве случаев эти сообщества полезны, т.к. способствуют сохранению поверхности почвогрунтов от развития процессов эрозии (Гейны и др., 1987).

Синантропные сообщества – защитники природы от вредных воздействий человеческой деятельности, первая помощь «больной» растительности. С их помощью, помимо воли человека, вместо оголенного грунта формируется сомкнутый растительный покров, который продуцирует кислород, извлекает из атмосферы углекислый газ, препятствует запылению атмосферы в результате связывания поверхности почвы корнями, противостоит эрозии почв и т.д. (Миркин и др., 1999). Они подготавливают восстановление естественной растительности. J. Wedekind (1990) обосновывает целесообразность использования сорных растений для повышения плодородия почв и продуктивности культурных растений в экстенсивном почвозащитном земледелии. Органическое вещество сорных растений представляет собой источник питания у микроорганизмов и дождевых червей, надземные органы – у животных.

Таблица 7

**Состав растительности на абралитах и
литостратах на расстоянии 1–5 м от солеотвалов
(СКРУ-1, СКРУ-2)**

Таблица 7

**Состав растительности на абралитах и
литостратах на расстоянии 1–5 м от солеотвалов
(СКРУ-1, СКРУ-2)**

Таблица 8

**Состав растительности на абралитах и
литостратах на расстоянии 5 – 90 м от
солеотвалов (СКРУ-1, СКРУ-2)**

Таблица 8

**Состав растительности на абралитах и
литостратах на расстоянии 5 – 90 м от
солеотвалов (СКРУ-1, СКРУ-2)**

Таблица 9

**Состав растительности на органостратах и
органолитостратах (солеотвал БПКРУ-1)**

В составе синантропных сообществ целый список полезных ресурсных растений – лекарственных трав (*Urtica dioica*, *Plantago major*, *Polygonum aviculare*, *Taraxacum officinale*, *Artemisia absinthium* и т.д.). D. Laske (1986) указал многие полезные свойства сорных растений – их значение как кормовых, овощных, пряных, масличных, лекарственных растений, индикаторную роль, защиту почвы от прямого солнечного света и др.

В растительных группировках зоны воздействия солеотвалов при низком видовом разнообразии произрастало семь трав, используемых в народной медицине: льнянка обыкновенная (Губанов, Киселева, 1987), душистый колосок (Вакар, 1964), нивяник обыкновенный (Шпиленя, 1989), горец птичий (Гаммерман, 1976; Шпиленя, 1989), мать-и-мачеха (Вакар, 1964; Губанов, Киселева, 1987; Палов, 1998), донник белый (Губанов, Киселева, 1987; Палов, 1998), чина луговая (Вакар, 1964).

Глава 5. Адаптация растений к техногенному засолению

5.1. Солеустойчивость растений

Отрицательное воздействие засоления на рост растений определяется высоким содержанием солей в корневом субстрате и обусловленным этим накоплением в клетке засоляющих ионов. Поэтому исследование таких процессов, как поглощение, транспорт, распределение, выделение, биохимические превращения балластных ионов имеет, несомненно, имеет первостепенное значение в решении проблемы солеустойчивости растений. Совокупность названных процессов обычно называют солевым обменом (Захарин, 1980, 1990).

При развитии на засоленной почве растения испытывают осмотическое давление солей, связанное с затруднением водоснабжения (Удовенко, 1977; Захарин, 1990). Осмотическое давление почвенных растворов зависит от концентрации и

степени диссоциации растворенных веществ. Наиболее высокое осмотическое давление наблюдается у засоленных почв (более 150 МПа), его выдерживают только определенные сельскохозяйственные культуры и растения-галофиты (сосущая сила корней большинства сельскохозяйственных культур не превышает 100-120 МПа). Если осмотическое давление клеточного сока растений равно или ниже осмотического давления почвенных растворов, то поступление воды и питательных веществ в растения прекращается, и растения погибают (Шахов, 1956; Киселева, 1959).

По устойчивости к засолению растения могут быть разделены на две группы. Растения, адаптированные к существованию на засоленных почвах, называются галофитами, тогда как растения, произрастающие на незасоленных почвах, называются гликофитами (Генкель, 1954).

Согласно другим авторам (Walter, Kreeb, 1970), галофиты – растения, способные выживать и завершать полный жизненный цикл при концентрации солей в питательном субстрате от 300ММ и выше. Между галофитами и гликофитами существует лишь количественное различие в способности произрастать в условиях засоления. В природе нет четкого разделения растений на группы гликофитов и галофитов, ибо часто встречаются растения с промежуточными свойствами, относимые иногда к категории факультативных галофитов, как, например, горец птичий.

Выделяют четыре группы галофитов, которые отличаются по механизмам, позволяющим справляться с большим количеством солей, поступающих в их ткани (Генкель, 1954; Захарин, 1990).

1. Соленакапливающие галофиты, или эвгалофиты. Адаптация к избытку солей шла по линии развития водоносных тканей в побегах. Эти ткани обладают крупноклеточностью и сильной вакуолизацией и характеризуются высокой зольностью с преобладанием солей натрия и хлора. Протоплазма клеток у этих растений характеризуется высокой устойчивостью к солям и осмотическому потенциальному, который создается за счет поглощения большого количества ионов и позволяет

преодолевать физиологическую сухость почвы (Генкель, 1954). К ним относятся солерос, сведа, петросимония, солянка.

2. Соловыделяющие галофиты, или криногалофиты. Для избытка выделения солей используется секреторная система (специальные железки), кроме того, избыточные ионы могут выводиться из организма таких растений через корни (Бойко, 1981). Представители – кермеки.

3. Соленепропускающие галофиты. Их протоплазма непроницаема для засоляющих ионов, она создает барьер их вредному действию. Осмотический потенциал клеток растений этой группы создается осмотически активными метаболитами (органическими кислотами, углеводами и другими) (Рихтер, 1927). К ним относятся некоторые виды полыней, злаков, лилейных.

4. Солелокализующие галофиты. Соли, проникающие через протоплазму, локализуются в особых пузыревидных волосках, которые сплошным слоем покрывают верхние и нижние стороны листьев. Представитель – молокан татарский.

В отношении механизмов солеустойчивости у галофитов могут быть реализованы некоторые возможности, принципиально недоступные гликофитам: солевые железы, солеустойчивые белки и ферменты, мощные механизмы осморегуляции, электропроводности клеток и тканей, высокоселективные и высокоустойчивые клеточные мембранны.

Механизмы солеустойчивости галофитов закреплены генетически и являются конститтивными, т.е. проявляются в любых условиях, независимо от наличия или отсутствия засоления. В отличие от галофитов, защитные системы растений гликофитов являются индуцильными, т.е. хотя они и предопределены (детерминированы) генетически, но реализуются лишь при действии этого экстремального фактора (Кузнецов, Дмитриева, 2005). Высказано мнение (Daijc, 2006; Веселов и др., 2007), что устойчивость галофитов и гликофитов к засолению определяется одинаковыми протекторными механизмами, тогда как наблюдаемые различия в толерантности этих двух групп

растений к стрессу зависят от многообразия регуляторных механизмов и уровня экспрессии кодирующих их генов.

У гликофитов и галофитов имеется ряд общих физиологических механизмов: транспортные барьеры (мембранны), механизмы саморегуляции, возможность локализации избытка солей в межклетниках и вакуолях, накопление солей в отмирающих нижних листьях с последующим отчуждением, ксилемный механизм распределения ионов. У галофитов механизмы солеустойчивости возможны на любом уровне организации. У гликофитов менее выражены молекулярный и субклеточный уровни солеустойчивости. Механизмы солеустойчивости гликофитов несовершенны, они способны функционировать при слабом уровне засоления (Захарин, 1990).

Реакция растений на высокое содержание непитательных солей в почве в большинстве случаев направлена на ограничение их проникновения. Солепроницаемость клеток растений – это сложное явление, связанное с поступлением и накоплением солей в протопласте и последующей десорбцией их в клеточный сок. В процессе эволюции у одних растительных форм свойство солепроницаемости нашло наибольшее выражение – солевыделяющие и соленакапливающие галофиты, у других наименьшее – соленепропускающие галофиты. Солепроницаемость плазмы у этих групп галофитов не одинакова. Самой высокой солепроницаемостью обладают солевыделяющие галофиты, а самой низкой – соленепропускающие галофиты; соленакапливающие галофиты занимают промежуточное положение.

При отсутствии у растений эволюционно сложившихся механизмов солеустойчивости их адаптация может идти за счет эффективных механизмов засухоустойчивости, важным критерием которого (как и солеустойчивости) служит способность к осморегуляции, стабильность водного и осмотического потенциалов содержимого растительных клеток (Geerts et al., 1998; Hare, Cress, 1998; Patakas, Noitsakis, 2000).

Поддержание достаточной оводненности тканей – основная задача и может быть решена двумя способами – сокращением потерь воды и увеличением ее поступления из почвы с помощью корневой системы. Сокращение потерь воды достигается снижением роста листовой поверхности, уменьшением площади уже существующей у растения листовой поверхности за счет частичного или полного сбрасывания листьев. Более тонкий механизм поддержания водного статуса – уменьшение потерь воды за счет закрытия устьиц.

Аккумуляция низкомолекулярных соединений – еще один мощный защитный механизм, позволяющий поддерживать водный статус клеток. При засухе водный потенциал почвенного раствора становится ниже водного потенциала клеток корня. Чтобы выжить, растению необходимо понизить свой водный потенциал настолько, чтобы он стал меньше водного потенциала почвенного раствора. Это достигается за счет аккумуляции в клетках неорганических ионов и (или) совместимых осмолитов (аминокислоты, четвертичные ионы, сахароспирты и углеводы) (Yancey, 1994; Кузнецов, Шевякова, 1999; Франко, Мело, 2000). По-видимому, при адаптации живых организмов к экстремальным факторам среды оптимизация внутриклеточной среды функционирования ферментных систем осуществляется в значительной степени за счет аккумуляции низкомолекулярных органических соединений, обладающих протекторными и (или) осморегуляторными свойствами (Хочачка, Сомеро, 1977).

Реализация адаптационного процесса условно может быть разделена на две основные стадии: стресс-реакцию и специализированную адаптацию. На первой стадии происходит мобилизация, или формирование защитных систем, обеспечивающих кратковременное выживание организма в условиях повреждающего действия стрессора. На второй стадии происходит формирование специализированных адаптационных механизмов, ответственных за протекание онтогенеза в условиях длительного действия стрессорного фактора (Кузнецов и др., 1987; Кузнецов, Шевякова, 1999).

В основе адаптационного процесса лежит дифференцированная экспрессия генов, характер которой зависит от интенсивности и продолжительности действия стрессоров, а также от онтогенетического состояния растений. При засухе и засолении активно экспрессируются так называемые гены водного дефицита, которые кодируют белки, обладающие функциями молекулярных шаперонов, протеаз и ингибиторов протеаз. Кроме того, они кодируют белки водных каналов (аквапоринов) и субъединицы систем активного транспорта ионов, ферменты синтеза осмоловиков, а также белки (транс-факторы), регулирующие экспрессию генов (Shinozaki, Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Кузнецов, Шевякова, 1999).

Рассмотренный материал позволяет судить о сложности и многогранности проблемы адаптации растений к засолению. Выделим четыре аспекта физиологии растений, которые связаны с нашими исследованиями по устойчивости синантропной растительности к техногенному засолению.

Накопление свободных ионов. Растения по-разному относятся к избытку засоляющих ионов в почве. Так, у одних накопление натрия в тканях препятствует усвоению катионов кальция и магния. Другие, произрастаая на засоленных почвах, лучше развиваются в присутствии свободного натрия. Этот катион способствует накоплению и удержанию воды в клетках таких растений. Ионы натрия являются более токсичными (в 2-3 раза) по сравнению с ионами хлора (Строгонов, 1970). Засоление в первую очередь нарушает процессы водно-солевого обмена. Состояние гиперосмотического шока заставляет растение поддерживать снижающееся осмотическое давление клеток путем поглощения катионов натрия и сопровождающего аниона хлора. Повышение концентрации этих ионов приводит к нарушению метаболических процессов из-за возникающего ионного дисбаланса и токсичности натрия (Палладина, 1999). На содержание ионов солей в организме растений оказывают влияние многие факторы. Неодинаковому накоплению растениями засоляющих ионов способствуют их видовые и физиологические особенности (адсорбционная емкость протоплазмы), а также

экологические факторы среды (химизм и степень засоления почвы). В основе солеустойчивости галофитов лежит их выраженная солеаккумулирующая способность (Балнокин и др., 2005; Радюкина и др., 2007б).

Поглощение ионов состоит из двух процессов – пассивного и активного. При низких концентрациях солей основную роль играет процесс активного поглощения, при высоких – пассивный (по градиенту концентрации и по электрохимическому градиенту). (Строгонов, 1973; Удовенко, 1977).

Избирательная способность корневых систем растений ослабевает по мере увеличения засоленности субстрата. С повышением концентрации того или иного иона в субстрате усиливается его поступление в корни растения.

Избирательная регуляция накопления ионов на субклеточном уровне обусловлена процессами энергозависимого транспорта, осуществляющего перенос ионов против концентрационного градиента. Все процессы активной аккумуляции веществ в живых системах происходят при создании электрохимических градиентов в мембранах с помощью ионных насосов. Проявление высокой АТФ-азной активности в плазматических мембранах галофитов рассматривается как защитный механизм, возникший у растений в ходе приспособления к высоким ионным концентрациям и ограничивающей избыточное накопление солей в их цитоплазме (Палладина, 1999). Активные процессы поглощения и выделения ионов (с затратой метаболической энергии) объясняют с позиции теории переносчиков – активных ферментов, встроенных в мембранны клетки (Палладина, 1999; Балнокин и др., 2005; Веселов и др., 2007).

Корневые системы способны поглощать соли независимо от поглощения воды (Сабинин, 1949). Элементы внешней среды вступают в химическое взаимодействие с компонентами поверхности протоплазмы, включаются в обмен веществ или активно захватываются путем пиноцитоза, фагоцитоза.

Сохранение стабильного уровня содержания ионов в органах растений при постоянно идущем поглощении их из среды

корневой системой обеспечивается постоянным выделением (эффлаксом) этих ионов через корни наружу. Таким образом, благодаря постоянному существованию двух противоположных потоков – инфлакса (поглощение) и эффлакса – во всех органах растений устанавливается и поддерживается стабильный уровень концентрации ионов, находящихся в прямой зависимости от содержания их во внешней среде (Строгонов, 1973; Удовенко, 1977; Вахмистров, 1991).

Помимо регулирования поступления ионов солей в растение имеются механизмы регуляции содержания их в отдельных частях растения.

Свойство солеустойчивости, проявляющееся на организменном уровне, формируется за счет аккумуляции солей в тканях, не несущих большой метаболической нагрузки, тогда как в тканях, выполняющих ответственные метаболитические функции, содержание солей в клетках снижается до минимума (Комизерко, 1969; Лапина, Стругонов, 1979). Перераспределение солей по органам растений идет с затратой метаболической энергии. Большинство покрытосеменных галофитов накапливают ионы в листьях (Waisel, 1972). Среди гликофитов наиболее устойчивы к избытку солей формы, корни которых выполняют функции барьера, аккумулируя в себе ионы. А.А. Захарин (1980) высказал мысль об активном отводе растениями избытка солей в органы, менее ответственные за формирование семян, в частности в корни, как защитной реакции организма к избытку солей. У растений, произрастающих в условиях сильного засоления, даже у галофитов, неограниченное поступление солей в побеги может стать критическим для их жизни.

В корнях растений барьером, регулирующим поступление ионов и воды, служит эндодерма. Благодаря способности стенок клеток эндодермы к одревеснению и опробковению клетки оказываются окружеными слоем, практически непроницаемым для ионов (Кларксон, 1978).

Особую роль в ограничении поступления натрия в надземные органы у гликофитов играет селективное извлечение его из ксилемного сока паренхимой. Скорость извлечения натрия

настолько высока, что ксилемный сок, достигающий верхних частей побега, почти не содержит натрия (Waisel, 1972).

Ионы Cl^- концентрируются в проводящих тканях и черешках листьев (Удовенко, 1965). Хлор накапливается в верхушечных частях и по краям листьев, вызывая солевые некрозы. Натрий аккумулируется в клетках мезофилла около жилок. У галофитов накапливается натрия больше по сравнению с хлором. Гликофиты поглощают больше хлора. Содержание Na^+ в органах увеличивается с возрастом растений.

При поглощении Cl^- суккулентные галофиты проявляют высокую степень избирательности. Отношение Cl^- к SO_4^{2-} у этих растений равно 300:1, тогда как у несуккулентных галофитов – от 30:1 до 11:1. Поглощение ионов хлора – энергозависимый процесс, который требует усиленного образования АТФ (Бойко и др., 1982). Потребность в элементе может проявляться на какой-то определенной фазе вегетации растений. Na^+ и Cl^- , например, необходимы для солероса в период цветения; в отсутствие NaCl растения вегетируют, но не цветут. Установлена необходимость присутствия Na^+ для 23 видов высших растений, было показано, что Cl^- также необходимый элемент для разных растений (Waisel, 1972).

Минеральное питание растений. Засоленные почвы воздействуют на растение через накопление засоляющих ионов в растительных клетках, это приводит к нарушению минерального питания (Ковда, 1949; Рубин, 1967; Бойко, 1969; Кабанов, 1975; Удовенко, 1977; Полевой, 1989). Чем солеустойчивее растение, тем большая доля в нем питательных и минеральных ионов может замещаться на балластные. Особенно в больших размерах такое замещение может происходить у галофитов. У них, в частности у солероса, полнота замещения питательных ионов балластными может достигать 70 %.

В научной литературе приводятся разные данные о влиянии засоления на минеральное питание сельскохозяйственных растений. Так, по данным И.М. Липкинда (1939), сильное засоление почвы отрицательно влияет на поступление нитратов в хлопчатник. А.В. Владимиров (1948)

указывал, что хлориды задерживают поступление в растения NO_3^- , но усиливают поглощение NH_4^+ . Отрицательно влияет засоление почвы на поглощение фосфора корнями растений (Ковда, Мамаева, 1939; Киселева, 1959; Жуковская, 1963; Матухин, Жуковская, 1964).

Однако H.W. Gausman et. al. (1958), изучая поглощение P^{32} картофелем, обнаружили, что в присутствии хлоридов (до определенной концентрации) поглощение его увеличивается; увеличение содержания сульфатов, напротив, снижало поступление фосфора. Н.Н. Ложкина и Г.В. Удовенко (1965) отметили, что с ростом концентрации иона хлора интенсивность поглощения P^{32} корнями кукурузы падала, ионы SO_4^{2-} также понижали поглощение фосфора, хотя и незначительно.

В условиях засоления многократно отмечалось снижение поглощения растениями калия (Ковда, 1940, 1949; Киселева, 1959; Greenway, 1962; Можейко, 1963). Однако R. Monk, N.B. Peterson (1962) не обнаружили связь между степенью засоления и содержанием калия в тканях растений. Б.С. Конькова (1948) наблюдала увеличение поглощения калия у хлопчатника при возрастании степени засоленности почвы. Калий участвует в регуляции осмотического и электрохимического потенциала клетки, что приобретает особое значение в условиях засоления. Вынужденное накопление натрия растениями идет на фоне активизации поглощения калия.

Натрий может частично замещать калий, участвовать в поддержании осмотического давления и катионно-анионного баланса, в активации некоторых ферментов (пируваткиназы, АТФ-азы) (Захарин, 1990).

Установлено, что засоление почвы понижает количество кальция в растениях (Ковда, Мамаева, 1939; Ковда, 1940, 1949; Конькова, 1948; Киселева, 1959).

В вегетационном опыте в водной культуре при использовании питательного раствора с содержанием NaCl 0,24 М в течение 9 дней наблюдали за накоплением ионов K^+ , Ca^{2+} , Na^+ и Cl^- в корнях кукурузы (Izzo et al., 1996). На растворе с NaCl в корнях накапливались Na^+ и Cl^- , содержание K^+ вначале

уменьшалось, а затем увеличивалось и впоследствии стабилизировалось. В корнях контрольных растений по сравнению с корнями опытных растений было всегда больше Ca^{2+} .

По Н.Л. Радюкиной и др. (2007б) одним из наиболее важных отличий галофитов от гликофитов является их способность к компартментации и аккумуляции ионов натрия и поддержанию постоянной концентрации ионов калия при солевом стрессе.

В обзорной работе Д.С. Веселова и др. (2007) показано, что в цитоплазме клеток растений благодаря высокой селективности и активности калиевых каналов концентрация ионов калия на несколько порядков превышает концентрацию ионов натрия; засоление приводит к дефициту ионов калия, нарушает ионный гомеостаз в растениях.

По мнению Л.А. Бойко (1969), действие засоления усиливает поглощение корнями засоляющих ионов, но неоднотипно влияет на поглощение питательных ионов. У одних растений в условиях засоления происходит снижение поглощения корнями определенных минеральных элементов, у других нарушается лишь их использование. Возможно и одновременное воздействие засоления на эти процессы. По мере приспособления растений к засолению отмечается тенденция к нормализации поглощения ими ионов – уменьшается поглощение засоляющих ионов, увеличивается поглощение и использование питательных ионов.

Накопление органических осмопротекторов. Накопление совместимых осмолитов обеспечивает внутреннюю регуляцию осмотического потенциала, приводя к увеличению поглощения воды корнями. Совместимые осмолиты – это сахара, сахароспирты, свободные аминокислоты и некоторые другие органические соединения, которые в больших концентрациях не токсичны для клеточного метаболизма. Повышение концентрации совместимых осмолитов в цитоплазме достигается преимущественно за счет двух разных процессов: активации работы генов, кодирующих ферменты синтеза этих осмолитов, и

ингибиирования экспрессии других генов, ответственных за их разрушение.

Количество совместимых осмолитов является результатом активизации и биосинтеза, торможения распада или деградации макромолекул. Накоплению совместимых осмолитов способствует активизация гидролитических ферментов, а также замедление оттока ассимилятов из листьев. Совместимые осмолиты не только понижают водный потенциал клеток, восстанавливая тем самым водоснабжение, но и защищают ферменты от инактивации, обеспечивают целостность структурных белков, сохраняют функциональную активность клеточных мембран.

Новообразование низкомолекулярных органических осмолитов требует значительных энергетических затрат, но позволяет поддерживать их внутриклеточную концентрацию на высоком уровне без негативного действия на жизненно важные компоненты клетки (Хочачка, Сомеро, 1977; Шевякова и др., 1994; Кузнецов, Шевякова, 1999; Радюкова и др., 2007а, 2007б).

Пролин – аминокислота, возможно, являющаяся одним из наиболее распространенных совместимых осмолитов в высших растениях. Свободный пролин при стрессе обладает полифункциональным биологическим эффектом, который проявляется не только в осморегуляторной, но также в антиоксидантной, энергетической и других функциях, обеспечивающих поддержание клеточного гомеостаза и его переход в новое адаптивное состояние. Пролин вызывает выживаемость растений в условиях действия стрессоров разной физической природы и тем самым играет роль одного из компонентов общих (неспециализированных) клеточных защитных систем. Пролин – наиболее вероятный кандидат на участие в формировании устойчивости клеток к засолению хлоридом натрия и высокой температуре (Шевякова и др., 1994; Кузнецов, Шевякова, 1999).

Важную роль в выживании исследованного галофита *Thellungiella halophila* играл механизм солеиндуцированного накопления пролина – универсального стресс-протекторного метаболита (Радюкина и др., 2007б).

При солевом стрессе меняется содержание и других аминокислот, которые способны перемещаться в органы, подвергающиеся стрессу, из других частей растения или освобождаться в этих органах в результате гидролиза белка (Drossopoulos et al., 1985). Аминокислоты стабилизируют белковые структуры, увеличивая поверхностное натяжение воды (Timasheff, Anakawa, 1989). Высшие растения могут использовать аминокислоты в качестве осмоловых, а также в качестве источников азота и углерода.

Опыты Н.И. Рекославской и др. (1988) показали, что в условиях водного стресса в завядающих листьях сначала накапливается триптофан (Тф), а затем N-малонил-D-триптофан (М-Тф). Интенсивность образования М-Тф пропорциональна силе и продолжительности водного стресса.

Осмопротекторами могут служить и бетаины, являющиеся четвертичными соединениями аммония (пролинбетаин, 4-гидроксипролин, глицинбетаин), они накапливаются в высших растениях при солевом стрессе. 3-диметилсульфониопропионат (ДМСП) является аналогом бетаина, при осмотическом стрессе он может действовать как осмопротектор (Кретович, 1972; Шевякова и др., 1994; Франко, Мело, 2000).

В работах S.P. Robinson et al. (1986) установлено, что в проростках салата при засолении NaCl содержание глицинбетаина увеличилось в 10 раз по сравнению с контрольными растениями, тогда как содержание пролина изменилось незначительно.

В растениях при солевом стрессе может повышаться содержание диаминов и полiamинов, подобных путресцину, спермину и спермидину. Эти соединения защищают растения от осмотического стресса, нейтрализуя свободные радикалы, регулируя pH и защищая мембранны от воздействия ионов (Шевякова, 1981). В формировании общих механизмов устойчивости растительных клеток к засолению и высокой температуре могут участвовать полiamины и бетаины, проявляющие не только протекторные, но и регуляторные свойства (Шевякова и др., 1994). Синтез нескольких совместимых

осмолитов имеет преимущество, поскольку каждый из них выполняет специализированную физиологическую роль.

Присутствие растворимых белков в цитоплазме способствует осморегуляции. После продолжительной дегидратации или сильного солевого стресса синтезируются ингибиторы протеаз, тем самым предотвращается гидролиз белков. Осмотический стресс индуцирует экспрессию некоторых специфических генов, известных как осмотически регулируемые. Эти гены кодируют синтез белков, которые при осмотическом стрессе могут быть протекторами других растительных белков (белки теплового шока, белки, индуцирующие образование ионных каналов, белки, регулирующие уровень РНК и др.) (Франко, Мело, 2000). Кроме того, эти белки удерживают воду и способствуют выходу ионов; они неспособны активно поглощать калий, и это говорит о том, что поступление калия является процессом, важным для солеустойчивости (Dure, 1993; Wu, Ding, Zhu, 1996).

Среди белков осмотического стресса обнаружен полипептид, названный осмотином, который синтезируется только при адаптации к условиям осмоса (Блехман, Шеламова, 1992). При водном стрессе обнаруживаются специфические белки, например, белок с М.м. 60 кД в листьях ячменя (Войников, 1989).

При осмотическом стрессе в листьях многих видов растений накапливаются растворимые сахара (Аверьянов, Лапикова, 1989). Одной из главных функций растворимых углеводов является их антиденатурационное действие на белково-липидные компоненты клеток. Известны сведения об участии сахаров в изменении гормонального баланса растений. Этим, вероятно, объясняются рост-ингибирующие эффекты сахаров. Низкомолекулярные углеводы способны связывать свободные радикалы.

Простые сахара накапливались при действии на растения засоления, засухи и других факторов (Adams et al., 1992).

При ответе на солевой стресс как осмопротекторы действуют многоатомные спирты (глицерин, маннит) (Франко, Мело, 2000). Глицерин обладает способностью увеличивать

прочность гидрофобных связей и имеет характерное сродство к полярной области белков. Благодаря этому глицерин защищает белки при осмотическом стрессе и в условиях денатурации. В таких случаях растворимые сахара, концентрация которых в высших растениях высока, деградируют с образованием глицерина (Timasheff, Anakawa, 1989; Miyasaka, Ikeda, 1997).

Антиоксидантная защита растений

Известно, что воздействие разных факторов (ионизирующее излучение, засуха, соли, свободные радикалы, тяжелые металлы и др.) провоцирует в растениях сверхпродукцию активных форм кислорода (АФК), что связано с нарушением работы электрон-транспортных цепей дыхания и фотосинтеза (Мерзляк, 1989; Аверьянов, 1991; Рогожин, 2004). Из-за избытка АФК нарушаются мембранные комплексы клетки, транспорт веществ и другие внутриклеточные процессы.

Клетка имеет многоуровневую систему антиоксидантной защиты, нейтрализует как активные формы кислорода, так и последствия их разрушительного действия в неблагоприятных условиях произрастания (Кения и др., 1993; Mittler, 2002; Полесская и др., 2006; Карпец, Колупаев, 2009; Половникова, Воскресенская, 2008; Радюкина и др., 2007б; Прадедова и др., 2011). В обзорной работе Е.В. Прадедовой и др. (2011) характеризуется многоуровневая система защиты от АФК. Первая группа компонентов защиты предупреждает образование АФК – депонирование избыточного кислорода, хелатирование металлов с переменной валентностью (ферритин, трансферрин, альбумины, металлотионеины и др.), обезвреживание и утилизация ксенобиотиков. Вторая группа объединяет все известные антиоксиданты, которые ликвидируют АФК и обрывают свободнорадикальные цепи. Компоненты третьей группы связаны с восстановлением и синтезом низкомолекулярных антиоксидантов. В четвертую входят компоненты, устраняющие повреждения физиологически важных молекул.

Функционирование всех элементов антиоксидантной системы имеет большое значение при засолении, т.к.

обеспечивает наиболее эффективную защиту растительного организма от повреждающего действия высоких концентраций засоляющих ионов (Полесская и др., 2005; Радюкина и др., 2007а; Ясар и др., 2008).

5.2. Накопление свободных ионов Cl⁻ и Na⁺ растениями в условиях техногенного засоления

Ионы хлора и натрия выполняют в растениях определенные физиологические функции. Cl⁻ – один из постоянных компонентов тканей растений. Содержание его в растениях меняется от тысячных долей процента до целых процентов. Хлор участвует в энергетическом обмене растений, активируя как окислительное фосфорилирование, так и фотофосфорилирование. Он необходим при активации и выделении кислорода в процессе фотосинтеза изолированными хлоропластами. Ион Cl⁻ положительно влияет на поглощение кислорода корнями, участвует в регуляции тurgора в некоторых растениях. Перемещаясь вместе с калием, Cl⁻ поддерживает электронейтральность, выполняет более специфическую функцию в конформационных изменениях ферментов и при катализе (Макарова, 1989). Однако в растениях содержание Cl⁻ редко достигает такого высокого уровня, как содержание калия.

Некоторые количества ионов Na⁺ необходимы для образования сосудистой и механической систем, улучшения углеводного обмена, вызывают повышение водопоглощающей способности и снижение испарения. Натрий наряду с другими ионами играет осмотическую и ионбалансирующую роль, выполняет более специфическую функцию в конформационных изменениях ферментов и при катализе (Макарова, 1989).

Ион Na⁺ в природе нередко бывает избыточным элементом. Под влиянием Na⁺ может происходить чрезмерная гидратация коллоидов пластид и протоплазмы ассимилирующих клеток растений, что приводит к снижению интенсивности фотосинтеза. С увеличением содержания Na⁺ образование биоколлоидов плазмы сильно увеличивается (Шахов, 1956).

Повышение концентрации ионов Na^+ в цитоплазме нарушает ход метаболических процессов из-за вызываемого им ионного дисбаланса и токсичности натрия (Палладина, 1999).

Поступившие в клетку ионы солей могут быть адсорбционно связаны с белками. Под влиянием ионов Cl^- и Na^+ гидратация белков протоплазмы резко возрастает, увеличивая общую адсорбционную поверхность коллоидных мицелл. Это ведет к увеличению коллоидно-связанной воды в клетках, в то время как содержание свободной воды и общая оводненность тканей листьев падает (Евдокимов, 1973).

Как показали наши исследования, в условиях устойчивого техногенного засоления содержание свободного Na^+ в листьях исследуемых растений изменялось в интервале от 370 до 2000 мг/100 г сухой массы. Максимальным содержанием Na^+ (1400-2000 мг/100 г сухой массы) отличались марь, молокан, мать-и-мачеха, одуванчик (рис. 4). Концентрация Na^+ в листьях остальных видов варьировала в диапазоне от 370 до 620 мг/100 г сухой массы.

Содержание ионов Na^+ в подземных органах исследуемых растений изменялось в пределах от 270 до 1870 мг/100 г сухой массы. Максимальное накопление характерно для полыни (1870 мг/100 г сухой массы), нивянника (1310 мг/100 г сухой массы) и для бобовых - клевера и донника белого и желтого (780-1160 мг/100 г сухой массы) (рис. 4). Все эти растения одновременно отличались невысоким накоплением Na^+ в листьях.

У галофитов основная часть ионов передвигается в наземные органы и накапливается в вакуолях клеток (Вахмистров, 1971). Аккумуляция свободного Na^+ в надземных органах, по сравнению с накоплением в корнях, дает возможность растению создать градиент концентраций, который увеличивает осмотическое давление клеточного сока для облегчения поглощения воды и движения ее вверх по растению. Ионы Na^+ поступают в надземные органы пассивно с транспирационным током. Являясь слабо подвижным, натрий депонируется в надземных органах, адсорбируясь на клеточной стенке, белках, присутствует в межклеточном пространстве.

Рис. 4. Содержание свободных ионов Na^+ в органах растений, произрастающих в условиях устойчивого техногенного засоления

По-видимому, адаптация солеустойчивых видов (марь, молокан, мать-и-мачеха, одуванчик), произрастающие в зоне устойчивого засоления, направлена на избирательное накопление натрия в листьях с целью понижения водного потенциала клеток.

Адаптация менее устойчивых полыни, нивяника, клевера, донника белого и желтого, вероятно, идет по типу солевого обмена гликофитов, у которых ионы аккумулируются в вакуолях корневых клеток, выполняющих барьерную функцию.

Наименьшее количество Na^+ содержат соленепроницаемая бескильница и вейник; возможно, вейник обладает также эффективным механизмом ограничения избытка ионов в условиях засоления.

Одни и те же виды растений, но произрастающие в зонах разного засоления ТПО, показали различия в уровне накопления солей. Мать-и-мачеха в зоне устойчивого засоления накапливает Na^+ больше в 4,5 раза в листьях и в 1,5 раза в корневищах по сравнению с зоной неустойчивого засоления (рис. 5). У одуванчика в условиях устойчивого засоления количество Na^+ в листьях больше в 4 раза, а в корнях меньше почти в 2 раза. Таким образом, у этих видов с усилением засоленности ТПО возрастало избирательное накопление ионов Na^+ в листьях.

Другая картина наблюдается у менее устойчивых видов. В нивянике при устойчивом засолении содержание Na^+ в листьях понижено в 2 раза, в корнях – повышенено почти в 4 раза, чем при неустойчивом засолении. В листьях донника белого и донника желтого практически не было различий в содержании Na^+ на разных уровнях засоления. В подземных органах этих растений в условиях устойчивого засоления наблюдалось увеличение количества Na^+ в среднем в 1,5 раза, по сравнению с зоной неустойчивого засоления (рис. 5). По-видимому, адаптация у менее солеустойчивых видов идет по пути удержания токсичных ионов Na^+ в подземных органах и ограниченного поступления Na^+ в листья.

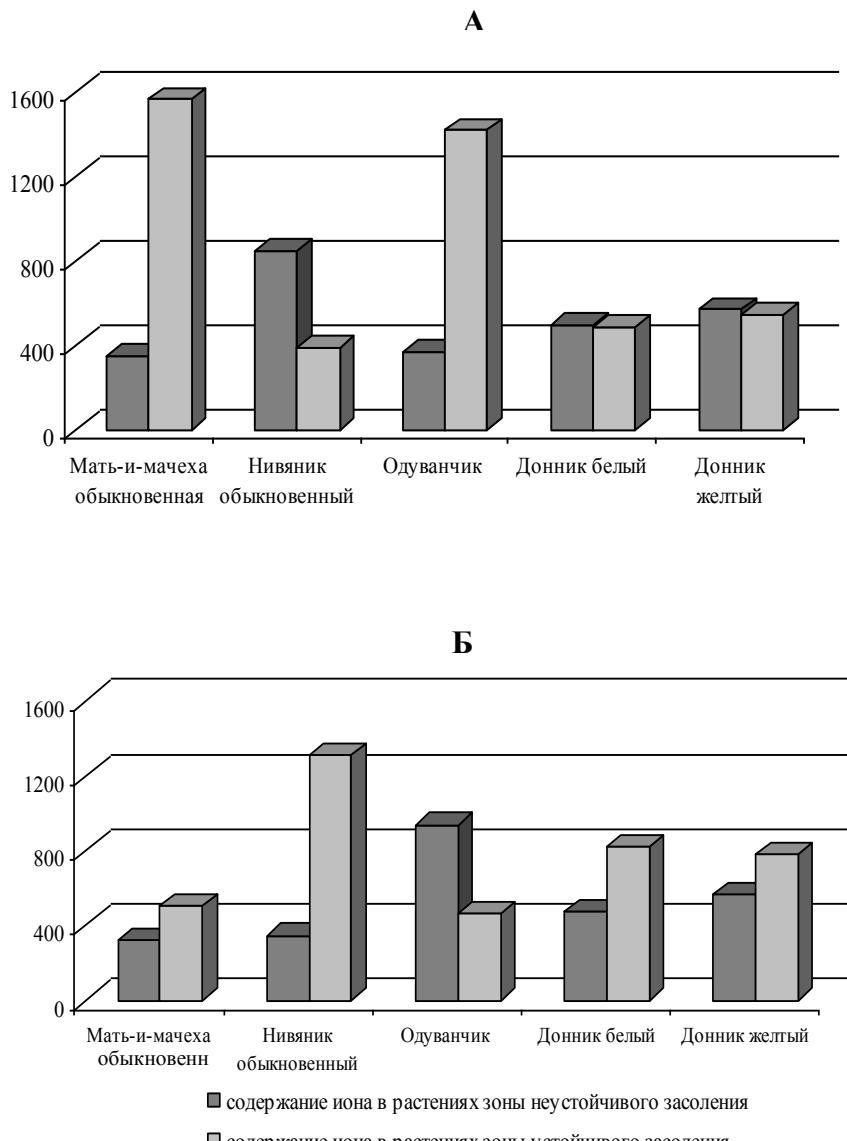


Рис. 5. Содержание ионов Na^+ (мг/100 г) в органах растений, произрастающих в зонах разного засоления: А – листья, Б – подземные органы

Содержание свободных ионов Cl^- в листьях исследуемых растений в условиях устойчивого техногенного засоления находилось в интервале от 840 до 2460 мг/100 г сухой массы. Максимальным содержанием отличались солеустойчивые марь и молокан, а также мать-и-мачеха, нивяник, клевер, донник белый (1700-2460 мг/100 г сухой массы) (рис. 6). По мнению Л.А. Бойко (1981), степень интенсивности отвода засоляющих ионов хлора в наземные органы значительно выше у солелокализующих и соленакапливающих галофитов. В наших опытах все исследуемые растения проявили способность большего накопления Cl^- в надземных органах, по сравнению с корнями (рис. 6). Хлор даже в низких концентрациях заметно угнетает синтетическую поглощающую функцию корней, поэтому перемещается в надземные органы (Шахов, 1956; Удовенко, 1977). Механизм накопления токсичного для растений аниона позволяет предположить существование активных механизмов защиты цитоплазмы от вредного воздействия, например, наличие АТФ-зависимого Cl^- -насоса, откачивающего ионы хлора из клетки; синтез органических катионов, белков, связывающих излишнее количество хлора (Глаголева и др., 1990; Ахиярова и др., 2005; Сохансанж и др., 2006).

Листья мать-и-мачехи, одуванчика и донника желтого, произрастающих в разных зонах засоления, почти не отличались по содержанию свободных ионов Cl^- (рис. 7). У нивяника и донника белого в условиях устойчивого засоления в листьях количество ионов повышенено в 1,2-1,5 раза по сравнению с растениями из зоны неустойчивого засоления. В подземных органах растений практически не установлено различий в содержании ионов Cl^- по зонам засоления, за исключением мать-и-мачехи, у которой в условиях устойчивого засоления количество Cl^- больше в 1,5 раза.

Отсутствие различий в накоплении ионов у растений одного и того же вида, произрастающих в условиях устойчивого и неустойчивого засоления, по-видимому, связано с тем, что техногенный фактор действует на всей территории солеотвалов.

Рис. 6. Содержание свободных ионов Cl^- в органах растений, произрастающих в условиях устойчивого техногенного засоления

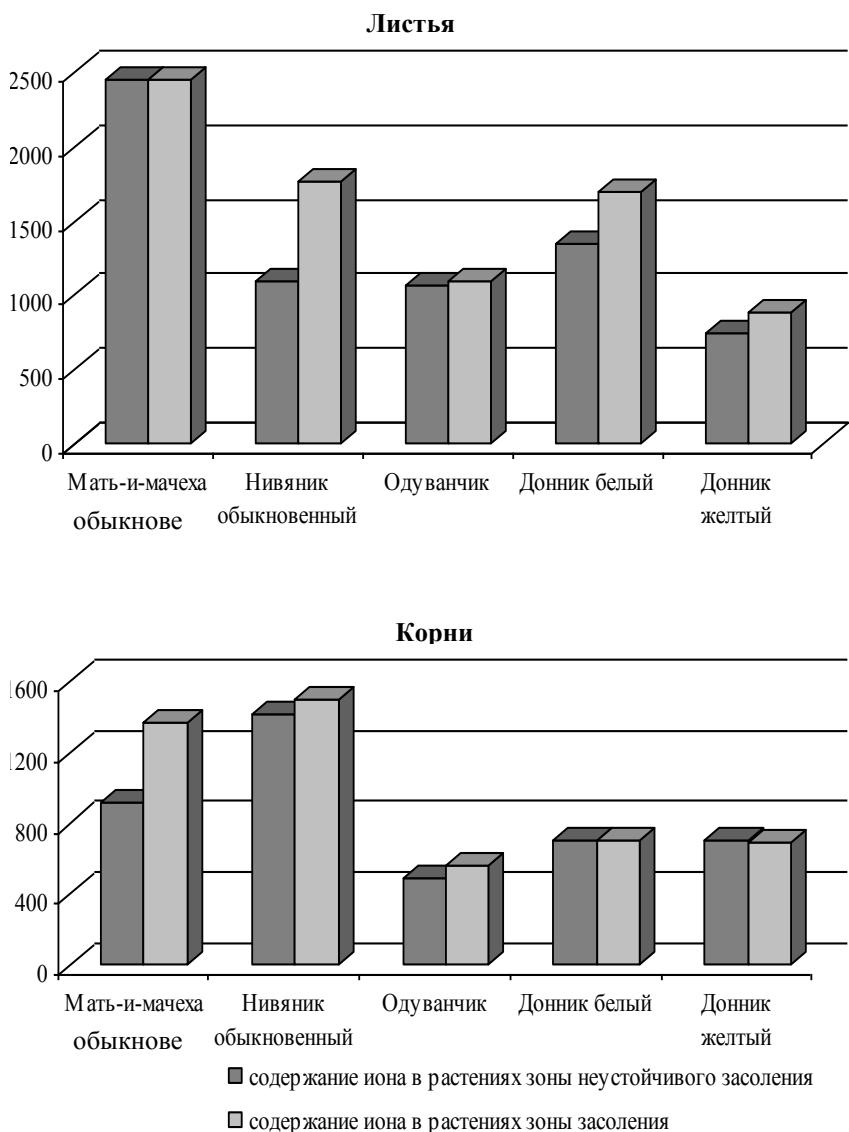


Рис. 7. Содержание свободных ионов Cl^- в органах растений, произрастающих в зонах разного засоления

У большинства исследуемых видов растений и в листьях, и в подземных органах содержание свободных ионов Cl^- превышало количество свободных ионов Na^+ . Это явление может быть обусловлено тем, что ионы Cl^- обладают большей подвижностью в почвенном растворе и меньшей токсичностью для растений, чем ионы Na^+ (Строгонов, 1970). Исключение составляют отдельные виды растений, у донника белого и донника желтого в корнях содержание натрия и хлора практически одинаково; у одуванчика в листьях количество Na^+ почти не отличается от содержания Cl^- .

На основании данных по содержанию свободных ионов Na^+ и Cl^- в органах растений, произрастающих на территории солеотвалов, сделаны следующие выводы.

1. Фактор техногенного засоления действует на растения как в зонах устойчивого сильного, так и в зонах неустойчивого слабого засоления ТПО, о чем свидетельствовала заметная аккумуляция свободных ионов Na^+ и Cl^- в листьях и подземных органах.

2. Адаптация синантропной растительности к условиям техногенного засоления шла разным путем; у наиболее солеустойчивых видов (молокан, марь, мать-и-мачеха, одуванчик) преимущественно выражен механизм аккумуляции свободных ионов Na^+ и Cl^- в листьях по сравнению с подземными органами. Менее устойчивые виды (донники, нивяник, полынь, клевер) характеризовались пониженным содержанием свободных ионов и локализацией Na^+ в подземных органах. Соленепроницаемый механизм адаптации выражен у бескильницы, накаплившей наименьшее количество хлоридов натрия.

3. У большинства видов растений отмечено избирательное поглощение засоляющих ионов, а именно большее накопление свободных ионов Cl^- по сравнению с Na^+ , особенно в надземных органах.

5.3. Минеральное питание растений в условиях засоления

Накопление питательных элементов в растениях, произрастающих у солеотвала. Засоление почвы нарушает процесс снабжения растений элементами минерального питания. Оно способно оказывать воздействие на количественное содержание доступных для растения элементов питания, а также на их усвоение растительным организмом (Удовенко, 1977; Бойко, 1981; Володько, 1983; Полевой, 1989; Игнатюк, 1995 и др.). По этой причине растения нередко испытывают недостаток в необходимых для их роста и развития элементах питания, это является одной из причин угнетения растительного организма на засоленных почвах. Усиленное поступление некоторых минеральных элементов в растение при засолении может быть связано как с повышенной потребностью в них растительного организма, так и с нарушением механизма поглощения, в частности, с потерей корневой системой свойств избирательности и барьерности.

Влияние засоленности и щелочности корнеобитаемых слоев ТПО на минеральное питание изучали у пяти видов растений – бескильница расставленная, горец птичий, марь сизая, молокан татарский, мать-и-мачеха обыкновенная, встречающихся в сообществах зоны устойчивого засоления. Сопряженное определение показателей содержания ионов в ТПО и элементов питания в растениях производили в 10-15-кратной повторности в конце июня. Анализ данных произвели с применением математических методов обработки. В местах произрастания растений установлена определенная изменчивость в содержании свободных ионов в слое 0-20 см ТПО (табл. 10).

В местах произрастания бескильницы отмечен повышенный уровень содержания ионов Cl^- , а молокан встречался при наименьшем количестве водорастворимых ионов Na^+ в ТПО. Для ТПО характерна нейтральная и слабощелочная среда, только молокан произрастал при нейтральном характере почвенного раствора.

Таблица 10

**Содержание водорастворимых ионов и рН в слое 0-20 см ТПО
в местах произрастания растений**

Вид	N	Среднее	Ошибка средней	Диапазон изменений		Доверительный интервал	
				Min	Max	-95,0%	+95,0%
Содержание ионов Cl^-, мг-экв/100 г							
Горец птичий	15	0,65	0,09	0,21	1,58	0,45	0,84
Бескильница расставленная	12	0,34	0,07	0,13	0,99	0,18	0,49
Марь сизая	15	0,62	0,11	0,16	1,72	0,38	0,86
Мать-и- мачеха	15	0,83	0,26	0,15	3,96	0,27	1,4
Молокан татарский	14	0,13	0,02	0,1	0,4	0,08	0,19
Содержание ионов Na^+, мг-экв/100 г							
Горец птичий	15	0,57	0,07	0,15	0,92	0,43	0,72
Бескильница расставленная	12	3,24	0,93	0,33	8,94	1,2	5,29
Марь сизая	15	0,68	0,05	0,34	1,04	0,57	0,78
Мать-и- мачеха	15	0,61	0,12	0,18	1,91	0,36	0,86
Молокан татарский	14	0,66	0,25	0,2	3,8	0,12	1,2
pH							
Горец птичий	15	8,12	0,09	7,58	8,8	7,93	8,3
Бескильница расставленная	12	7,5	0,1	7,2	8,15	7,28	7,72
Марь сизая	15	7,98	0,11	7,16	8,75	7,74	8,21
Мать-и- мачеха	15	7,78	0,13	6,42	8,72	7,49	8,07
Молокан татарский	14	7,25	0,05	6,95	7,8	7,13	7,37

Примечание. N – число повторностей.

На фоне высокой изменчивости содержания свободных ионов Cl⁻ максимальным количеством – как в листьях, так и в подземных органах – отличались солеустойчивая марь сизая и представитель таежно-лесной флоры – мать-и-мачеха (табл. 11).

Таблица 11

Содержание свободных ионов Cl⁻ в органах растений, мг/100 г сухой массы

Вид	N	Среднее	Ошибка средней	Диапазон изменений		Доверительный интервал	
				Min	Max	-95,0%	+95,0%
Листья							
Горец птичий	15	1511	105	984	2389	1285	1737
Бескильница расставленная	12	831	50	568	1193	721	941
Марь сизая	15	2225	106	1546	3022	1997	2454
Мать-и-мачеха	15	2318	310	220	4919	1654	2983
Молокан татарский	14	1340	82	880	1874	1222	1578
Подземные органы							
Горец птичий	15	913	65	561	1476	773	1054
Бескильница расставленная	12	641	39	483	994	555	728
Марь сизая	15	1548	105	984	2530	1322	1775
Мать-и-мачеха	15	1368	178	562	31	986	1750
Молокан татарский	14	801	68	511	1590	654	948

Примечание. N – число повторностей.

Накопление Cl⁻ было выше в листьях, чем в подземных органах. Преимущественное накопление солей в надземных органах характерно для галофитов (Удовенко, 1977, Балнокин и др., 2005; Радюкова и др., 2007б), солеустойчивых растений солонцовых экосистем лесостепного Зауралья (Еремченко и др., 2004).

Солеустойчивая бескильница отличалась наименьшей аккумуляцией Cl^- , между его количеством в надземных органах и корнях не было достоверных различий.

Содержание ионов Na^+ у одного и того же вида растений также варьировало в широких пределах (табл. 12). Наибольшим накоплением Na^+ отличилась бескильница, немного меньше ионов было у мари и молокана. Эти растения накапливали Na^+ больше в листьях по сравнению с подземными органами. В несколько раз меньше свободных ионов Na^+ обнаружено у мать-и-мачехи и минимально – у горца птичьего. У двух последних видов не установлено математически достоверных различий в содержании ионов в органах. Все растения накапливали больше Cl^- , чем Na^+ , и только у бескильницы при наименьшем количестве ионов хлора концентрируется много Na^+ .

Таблица 12
Содержание Na^+ в органах растений, мг/100 г сухой массы

Вид	N	Среднее	Ошибка средней	Диапазон изменений		Доверительный интервал	
				Min	Max	-95,0%	+95,0%
Листья							
Горец птичий	15	168	19	65	345	127	209
Бескильница расставленная	12	1235	88	565	1658	1041	1429
Марья сизая	15	709	87	120	1200	523	895
Мать-и-мачеха	15	385	69	75	845	236	533
Молокан татарский	15	960	213	194	3121	503	1417
Подземные органы							
Горец птичий	14	271	59	55	955	144	398
Бескильница расставленная	12	469	49	237	854	361	576
Марья сизая	15	536	86	150	1600	352	721
Мать-и-мачеха	14	497	70	111	825	346	648
Молокан татарский	13	345	33	186	590	272	418

Примечание. N – число повторностей.

Калий – важнейший элемент питания растений. Среднее содержание калия в растениях – 0,9 %. В растительных клетках около 80 % калия содержится в вакуолях. Он составляет основную часть катионов клеточного сока. Небольшая часть этих катионов (около 1 %)очно связана с белками митохондрий и хлоропластов. Калий стабилизирует структуру этих органелл, он способствует гидратации протоплазмы, снижает вязкость протоплазмы, повышает ее обводненность. Одна из особенностей действия этого элемента – нейтрализация отрицательных зарядов органических кислот и нерастворимых соединений, что сопровождается поддержанием определенного электрического потенциала на мембранах. Калий необходим для поглощения и транспорта воды по растению (Мусиенко, Тернавский, 1989).

ТПО зоны солеотвалов характеризовались высокой обеспеченностью калием (см. раздел 2.3). В растениях зоны солеотвалов количество калия колебалось в значительных пределах (табл. 13). Особенно богаты калием листья молокана татарского, почти в 2 раза меньше ионов K^+ содержали марь сизая и мать-и-мачеха. Еще меньше K^+ в листьях горца. По сравнению с другими растениями очень мало ионов K^+ в листьях бескильницы. В подземных органах закономерность в накоплении свободных ионов K^+ по видам растений повторяется, у бескильницы калия на порядок меньше, чем у мари, мать-и-мачехи и молокана.

Количество свободных ионов K^+ в листьях и подземных органах исследуемых растений, как правило, превышало содержание свободных ионов Na^+ (за исключением бескильницы), что свидетельствует о селективном поглощении катионов из ТПО (табл. 12, 13). Активную регуляцию соотношения катионов Na^+ и K^+ связывают с солеустойчивостью (Палладина, 1999; Bay et al., 1992; Zhan et al., 1999).

По-видимому, в растениях зоны солеотвалов при большом накоплении ионов Cl^- ионы K^+ обеспечивают электронейтральность клеточных растворов. Предполагают существование высокоселективных калиевых каналов, поддерживающих ионный гомеостаз при засолении (Веселов и

др., 2007). В присутствии ионов калия и кальция снижается поступление натрия в клетку через мембранные каналы.

Исключение представляет бескильница, в органах которой ионов Na^+ в несколько раз больше чем K^+ . Известно, что галофиты выдерживают замещение питательных ионов на ионы солей. Установлены некоторые зависимости между засолением корнеобитаемых слоев ТПО и накоплением калия в органах растений. Увеличение содержания хлоридов в ТПО сопровождалось некоторым накоплением K^+ в корнях у бескильницы (табл. 14, рис. 8).

Таблица 13

Содержание K^+ в органах растений, мг/100 г сухой массы

Вид	N	Среднее	Ошибка средней	Диапазон изменений		Доверительный интервал	
				Min	Max	-95,0%	+95,0%
Листья							
Горец птичий	15	1555	53	1275	2150	1441	1668
Бескильница расставленная	12	164	17	107	302	127	201
Марь сизая	15	2223	155	915	3100	1889	2556
Мать-и-мачеха	15	2123	192	570	3000	1710	2535
Молокан татарский	14	3489	864	324	8036	1621	5355
Подземные органы							
Горец птичий	14	1040	159	127	2475	696	1383
Бескильница расставленная	12	187	33	52	408	115	260
Марь сизая	15	1918	136	972	2700	1627	2209
Мать-и-мачеха	14	1849	343	580	5812	1109	2589
Молокан татарский	14	1703	83	1037	2392	1522	1883

Примечание. N – число повторностей.

На поглощении ионов K^+ марью отрицательно сказалось увеличение засоленности корневой среды (табл. 14). Расчеты по уравнению регрессии показывают, что при изменении

засоленности ТПО ионами Cl^- от 0,2 мг-экв/100 г до 1,7 мг-экв/100 г количество свободных ионов K^+ в листьях мари снижалось с 5370 до 3515 мг/100 г сухой массы.

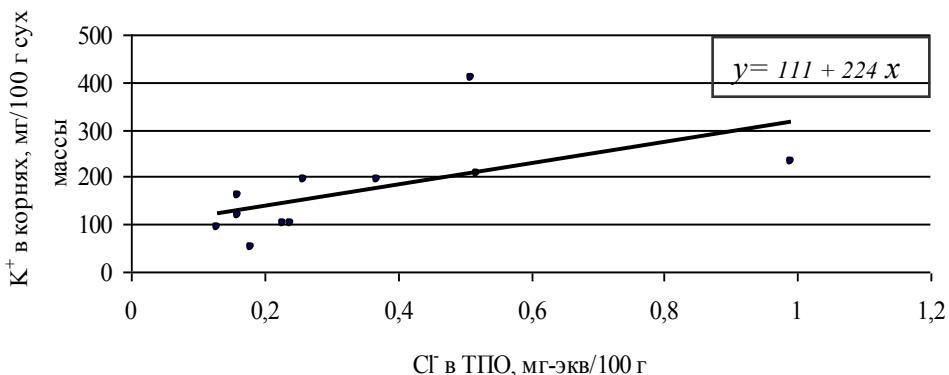


Рис. 8. Регрессионная зависимость между содержанием свободных ионов K^+ в корнях бескильницы расставленной и количеством водорастворимого Cl^- в ТПО

У молокана при небольшом техногенном подщелачивании корнеобитаемого слоя ТПО активизировалось поглощение ионов K^+ (табл. 14, рис. 9). Возможно, в этом случае калий необходим для восстановления кислотно-щелочного гомеостаза в растениях

Кальций играет важную роль в регуляции избирательной проницаемости клеточной мембраны. При выращивании растений в среде с недостатком кальция клеточные мембранны начинают «протекать» и утрачивают свою эффективность как барьеры, препятствующие свободной диффузии ионов (Мусенко, Тернавский, 1989). Кальций активирует ферментные системы клетки. Регулирующее влияние кальция на многие стороны метаболизма зависит от его взаимодействия с кальциевым внутриклеточным рецептором-белком кальмодулином.

Таблица 14

**Зависимость между содержанием свободных ионов K^+
в органах исследуемых растений, засоленностью
и щелочностью корнеобитаемого слоя ТПО**

Вид	Уравнение регрессии
Бескильница расставленная	$y_1 = 111 + 224 x_1, R = 0,48, F = 2,9$
Марь сизая	$y_2 = 5621 - 1239 x_1, R = -0,70, F = 7,9$
Молокан татарский	$y_1 = -4970 + 920 x_2, R = 0,61, F = 7,3$

Примечание:

y_1 – содержание K^+ в подземных органах, мг/100 г сух. массы;

y_2 – содержание K^+ в листьях, мг/100 г сух. массы;

x_1 – содержание водорастворимого Cl^- в ТПО, мг экв/100 г;

x_2 – $pH_{вод}$ ТПО; R – коэффициент корреляции;

F – критерий Фишера.

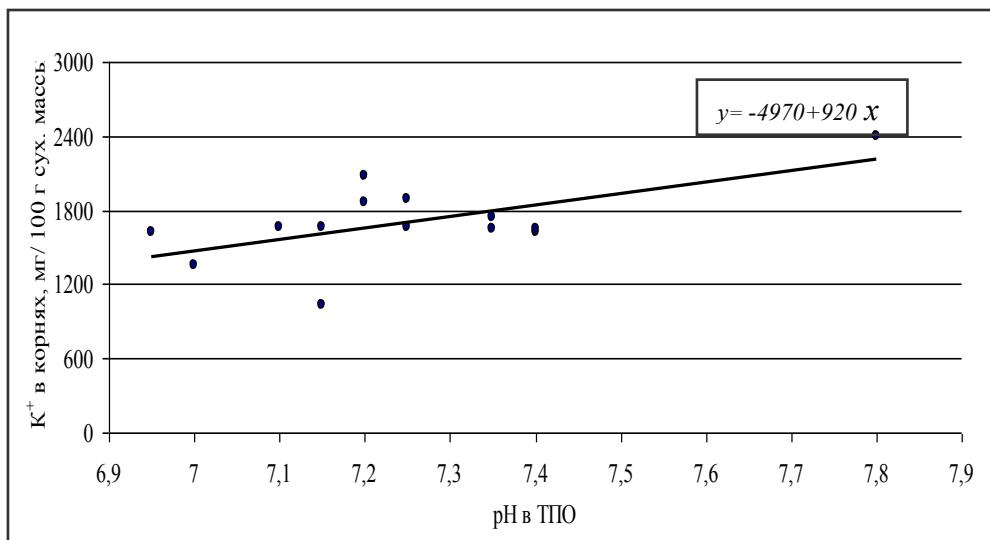


Рис. 9. Регрессионная зависимость между содержанием свободных ионов K^+ в корнях молокана татарского и pH корнеобитаемого слоя ТПО

Комплекс Ca^{2+} -кальмодулин активирует многие ферментные системы, например, протеинкиназу, фосфодиэстеразу, транспортную Ca^{2+} -АТФазу и др. С участием кальмодулина регулируется концентрация внутриклеточного кальция. Кальмодулин может связываться с различными мембранами в клетке и легко переходить в цитозоль, причем в присутствии Ca^{2+} комплексы кальмодулина с другими белками более прочны, чем без Ca^{2+} . Комплекс Ca^{2+} -кальмодулин в клетках активизирует деятельность сократительных белков, тормозит разборку микротрубочек, участвует в секреторных и многих других процессах. Кальций участвует в слиянии везикул Гольджи при формировании фрагмопласта и новой клеточной стенки (Полевой, 1989).

Кальций – необходимый компонент в механизме поляризации клеток. Почти вся катионнобменная емкость поверхности корня занята кальцием и частично H^+ . Это указывает на участие кальция в первичных механизмах поступления ионов в клетки корня. Ограничиваая поступление других ионов в растения, кальций способствует устранению токсичности избыточных концентраций ионов аммония, алюминия, марганца, железа, повышает устойчивость растений к засолению (Полевой, 1989).

Содержание кальция в органах растений зоны солеотвалов уступало количеству K^+ , но также варьировало у одного и того же вида в широком интервале. Наибольшим количеством Са и его избирательным накоплением в листьях по сравнению с подземными органами отличались молокан, марь и мать-и-мачеха (табл. 15), т.е. те виды, в адаптации которых отмечена солеаккумулирующая способность. Повышенное накопление Са, по-видимому, обеспечивает ионный гомеостаз клеточных растворов в условиях избирательного накопления ионов Cl^- в надземных органах данных растений. Меньше Са содержалось у горца и особенно у бескильницы. Бескильница отличалась избирательным накоплением кальция в корнях по сравнению с листьями. В соленепроницаемом механизме адаптации этого вида, вероятно, важна роль кальция в первичных селективных процессах поступления ионов в клетки корня.

У солеустойчивого молокана поглощение Са усиливалось с ростом засоленности и щелочности ТПО, что, по-видимому, свидетельствует об определяющей роли кальция в регуляции функционального состояния клеток. Согласно уравнению регрессии увеличение содержания водорастворимого Na^+ в ТПО от 0,2 до 3,8 мг-экв/100 г сопровождалось повышением содержания Са в корнях от 490 до 750 мг/100 г сухой массы. При увеличении величины pH от 6,9 до 7,8 содержание Са в листьях увеличивалось более чем в два раза - от 660 до 1750 мг/100 г сухой массы, в корнях - от 400 до 700 мг/100 г сухой массы (табл. 16, рис. 10).

Таблица 15
**Содержание кальция в органах растений,
 мг/100 г сухой массы**

Вид	N	Среднее	Ошибка средней	Диапазон изменений		Доверительный интервал	
				Min	Max	-95,0%	+95,0%
Листья							
Горец птичий	10	692	124	286	1658	411	972
Бескильница расставленная	12	287	24	168	457	234	340
Марь сизая	10	1365	117	663	1748	1100	1629
Мать-и-мачеха	10	1317	125	919	2004	1035	1599
Молокан татарский	14	1088	163	405	2552	736	1439
Подземные органы							
Горец птичий	10	666	65	377	1009	520	813
Бескильница расставленная	12	765	138	131	1598	462	1069
Марь сизая	10	774	150	221	1998	434	1114
Мать-и-мачеха	10	501	117	122	1207	237	765
Молокан татарский	14	523	157	248	759	432	614

Примечание. N – число повторностей.

Особую адаптационную реакцию на засоление и ощелачивание показала бескильница (табл. 16, рис. 11, 12, 13), которая произрастала в местах высокого содержания водорастворимого натрия и повышенной щелочности в ТПО. Согласно регрессионной зависимости при увеличении количества Na^+ в ТПО от 0,3 до 8,9 мг-экв/100 г количество Са в надземных органах снижалось от 977 до 358 мг/100 г сухой массы. Возрастание величины pH от 7,2 до 8,15 сопровождалось снижением количества Са в надземных органах от 335 до 184 мг/100 г сухой массы и особенно сильно в корнях – от 1036 до 197 мг/100 г сухой массы. Вероятно, даже у галофита в экстремальных техногенных условиях нарушались процессы сбалансированного минерального питания.

Таблица 16

Зависимость между содержанием Ca^{2+} в органах растений, засоленностью и щелочностью корнеобитаемого слоя ТПО

Вид	Уравнение регрессии
Молокан татарский	$y_1 = -7709 + 1213 x_2, R = 0,42, F = 2,5$
	$y_2 = -1917 + 336 x_2, R = 0,44, F = 3$
	$y_2 = 475 + 72 x_1, R = 0,42, F = 2,6$
Бескильница расставленная	$y_1 = 1480 - 159 x_2, R = -0,66, F = 7,8$
	$y_2 = 7394 - 883 x_2, R = -0,65, F = 7,1$
	$y_2 = 999 - 72 x_1, R = -0,49, F = 3,1$

Примечание:

y_1 – содержание Са в листьях, мг/100 г сух. массы;

y_2 – содержание Са в корнях, мг/100 г сух. массы;

x_1 – содержание водорастворимого Na^+ в ТПО, мг экв/100г;

x_2 – pH_{вод} в ТПО;

R – коэффициент корреляции;

F – критерий Фишера.

Магний необходим для синтеза протопорфирина – непосредственного предшественника хлорофиллов. Магний является кофактором почти всех ферментов, катализирующих

перенос фосфатных групп (фосфокиназ, фосфотрансфераз, АТФаз, пирофосфотаз).

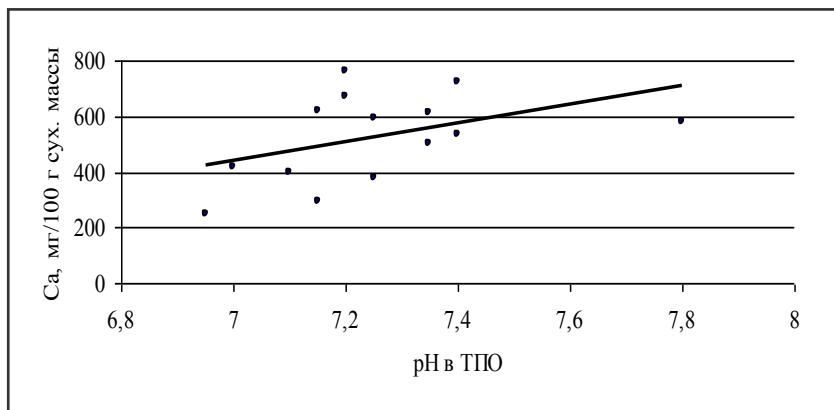


Рис. 10. Регрессионная зависимость между содержанием Са в корнях молокана татарского и pH_{вод} корнеобитаемого слоя ТПО

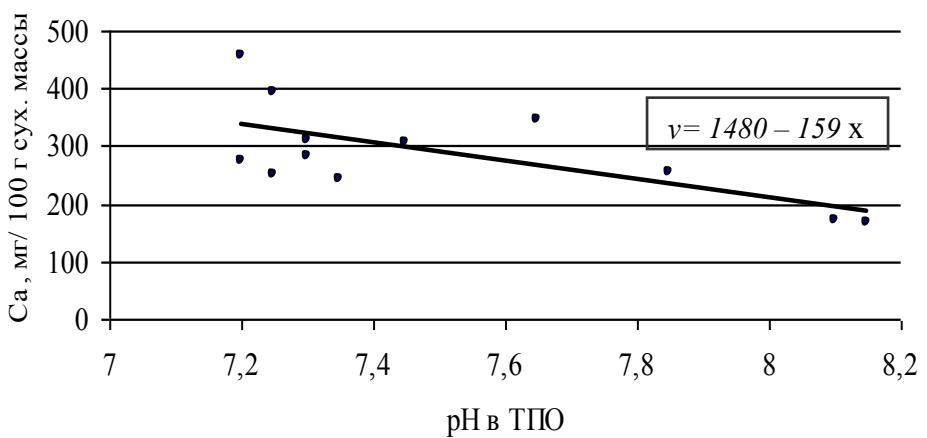


Рис. 11. Регрессионная зависимость между содержанием Са в листьях бескильницы расставленной и pH_{вод} корнеобитаемого слоя ТПО

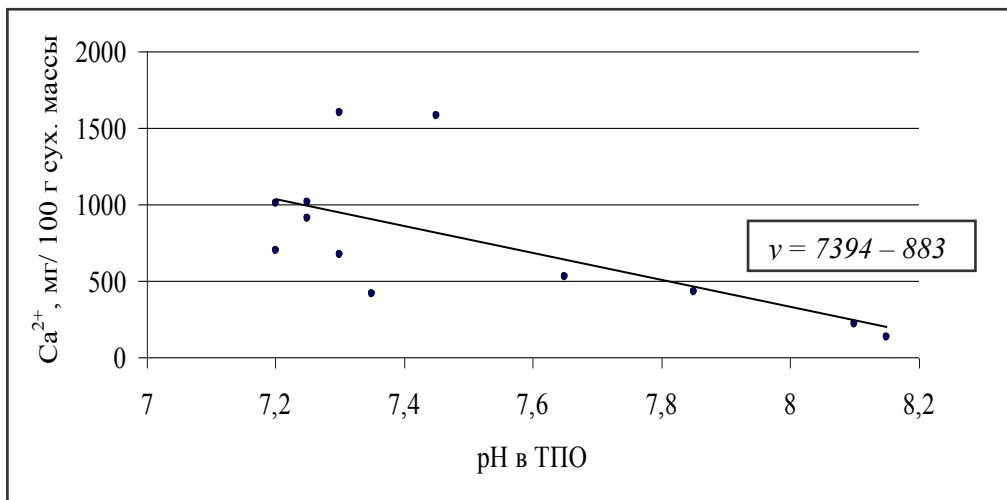


Рис. 12. Регрессионная зависимость между содержанием Са в корнях бескильницы расставленной и pH_{вод} корнеобитаемого слоя ТПО

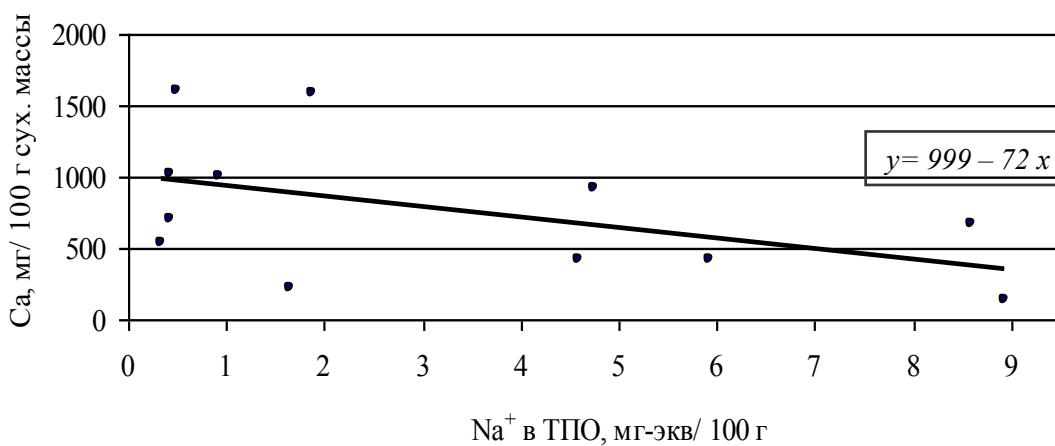


Рис. 13. Регрессионная зависимость между количеством Са в корнях бескильницы расставленной и содержанием водорастворимого Na^+ в ТПО

Магний необходим для многих ферментов гликолиза и цикла Кребса. Магний усиливает синтез эфирных масел, каучука, витаминов А и С. Он необходим для формирования рибосом и полисом, для активации аминокислот и синтеза белков, активирует ДНК- и РНК-полимеразы, участвует в формировании определенной пространственной структуры нуклеиновых кислот.

Недостаток магния приводит к уменьшению содержания фосфора в растениях. При недостатке магния накапливаются моносахариды, тормозится их превращение в полисахариды (крахмал), слабо функционирует аппарат синтеза белка, рибосомы диссоциируют на субъединицы. Это приводит к увеличению в 1,5-4 раза количества свободных аминокислот. При недостатке магния наблюдаются глубокие изменения ультраструктуры и функции органелл, существенно снижается содержание нуклеиновых кислот, контролирующих формирование и развитие хлоропластов (Шкляев, 1981).

В листьях и подземных органах растений, произрастающих в зоне солеотвалов, количество Mg колебалось в широком интервале (табл. 17). Не установлено существенных различий между содержанием магния у мать-и-мачехи, мары, горца, а также между накоплением магния в листьях и подземных органах этих растений. Пониженным содержанием магния характеризовались молокан и бескильница, при этом у последней в корнях Mg было больше, чем в листьях.

У двух видов растений усиление засоленности корнеобитаемых слоев ТПО отрицательно сказалось на поглощении магния (табл. 18). Согласно регрессионной зависимости, при содержании ионов Cl^- около 0,2 мг-экв/100 г количество Mg в корнях горца составляло около 829 мг/100 г сухой массы.

Таблица 17
**Содержание магния в органах растений,
 мг/100 г сухой массы**

Вид	N	Среднее	Ошибка средней	Диапазон изменений		Доверительный интервал	
				Min	Max	- 95%	+ 95%
Листья							
Горец птичий	10	507	31	365	676	436	578
Бескильница расставленная	12	113	11	52	167	89	137
Марь сизая	10	631	40	402	786	539	722
Мать-и-мачеха	10	539	45	365	731	438	640
Молокан татарский	14	348	45	156	741	251	445
Подземные органы							
Горец птичий	10	557	72	166	797	393	721
Бескильница расставленная	12	340	32	204	556	270	409

Марь сизая	10	626	100	149	1071	400	853
Мать-и-мачеха	10	444	54	134	752	323	566
Молокан татарский	14	276	29	131	489	213	340

Примечание: N – повторность.

При накоплении в ТПО ионов Cl^- до 0,8 мг-экв/100 г содержание Mg снизилось более чем в 2 раза и составило 390 мг/100 г сухой массы (рис. 14). По-видимому, снижение интенсивности поглощения магния горцем при засолении следует рассматривать как негативное явление. Недостаток этого иона может сопровождаться нарушениями в процессах метаболизма.

У мари увеличение содержания ионов Na^+ в ТПО от 0,35 до 0,80 мг-экв/100 г сопровождалось уменьшением количества Mg в корнях с 888 до 294 мг/100 г сухой массы, т.е. на 67 % (рис. 15). Нарушение процесса поглощения магния при усилении засоленности ТПО может быть одной из причин низкорослости мари в зоне устойчивого засоления.

Таблица 18

Зависимость между содержанием Mg в органах исследуемых растений и засоленностью корнеобитаемого слоя ТПО

Вид	Уравнение регрессии
Горец птичий	$y = 975 - 731 x_1$, R = -0,75, F = 7,18
Марь сизая	$y = 1351 - 1321 x_2$, R = -0,76, F = 9,8

Примечание:

y – содержание Mg в корнях, мг/100 г сух. массы;

x_1 – содержание водорастворимого Cl^- в ТПО, мг экв/100 г;

x_2 – содержание водорастворимого Na^+ в ТПО, мг экв/100 г;

R – коэффициент корреляции;

F – критерий Фишера.

Фосфор служит структурным компонентом нуклеиновых кислот, ДНК и РНК, он входит в состав фосфолипидов – жироподобных веществ, которые играют важную роль в структуре мембран. Еще одной уникальной функцией фосфора является его участие в формировании клеточных белков с помощью протеинкиназ. Фосфорилирование белков регулирует такие процессы, как синтез РНК и белка, деление, дифференцировка клеток и многие другие (Полевой, 1989).

Содержание фосфора в листьях и подземных органах растений зоны солеотвалов варьировало в широких пределах (табл. 19).

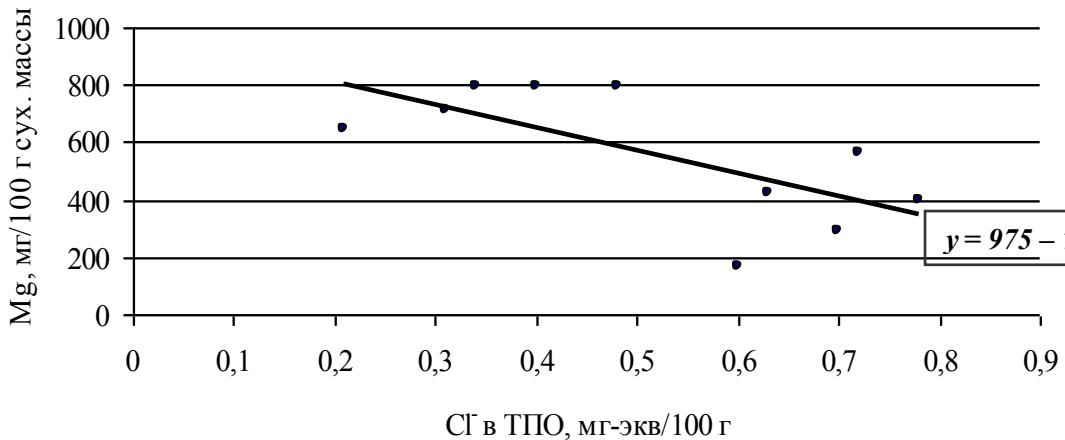


Рис. 14. Регрессионная зависимость между содержанием Mg в корнях горца птичьего и количеством водорастворимого Cl⁻ в ТПО

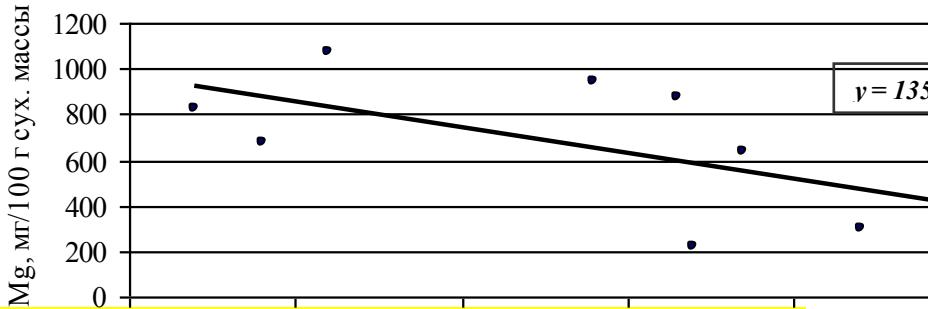


Рис. 27. Регрессионная зависимость между содержанием Mg в корнях мари сизой и содержанием водорастворимого натрия в ТПО Na^+ в ТПО, мг-экв/100 г

Таблица 19

**Содержание фосфора в органах растений,
мг/100 г сухой массы**

Вид	N	Среднее	Ошибка средней	Диапазон изменений		Доверительный интервал	
				Min	Max	- 95 %	+95 %
Листья							
Горец птичий	10	28	4	13	49	19	37

Бескильница расставленная	12	45	8	5	93	27	62
Марь сизая	10	38	6	18	79	25	50
Мать-и-мачеха	10	38	5	20	68	27	49
Молокан татарский	14	50	3	32	64	44	55
Подземные органы							
Горец птичий	10	137	21	56	248	89	185
Бескильница расставленная	12	15	2	7	28	10	20
Марь сизая	6	134	28	93	268	63	206
Мать-и-мачеха	9	34	5	7	58	21	46
Молокан татарский	14	71	17	5	262	35	108

Не установлено достоверных различий по количеству фосфора в листьях у разных видов, однако подземные органы отличались по накоплению фосфора. Наибольшим содержанием фосфора в подземных органах отличились горец и марь, а наименьшим – бескильница. Содержание фосфора в подземных органах горца, мари и молокана было больше, чем листьев. Возможно, обогащение фосфором корней связано с активным поглощением ионов в условиях засоленной почвы. У бескильницы количество фосфора в надземных органах достоверно выше, чем в корнях. У мать-и-мачехи органы не имели существенных различий в содержании этого элемента питания.

Математическая обработка данных позволила выявить действие показателей засоленности и щелочности корнеобитаемых слоев ТПО на поглощение фосфора некоторыми растениями. У мари сизой при засолении усиливалось поглощение фосфора, что показало полученное уравнение регрессии (табл. 20). При содержании Cl^- 0,2 мг-экв/100 г марь

накапливалась в листьях фосфора 25 мг/100 г сухой массы, а при количестве Cl^- 1,7 мг-экв/100 г – 71 мг/100 г сухой массы фосфора.

Таблица 20

Зависимость между содержанием фосфора в органах исследуемых растений, засоленностью и щелочностью корнеобитаемого слоя ТПО

Вид	Уравнение регрессии
Марь сизая	$y_2 = 19,0 + 30,6 x_1, R = 0,74, F = 9,90$
	$y_1 = 292 - 23 x_2, R = -0,77, F = 8,90$
Молокан татарский	$y_1 = -1399 + 203 x_2, R = 0,69, F = 11,25$

Примечание: y_1 – содержание фосфора в корнях, мг/100 г сух. массы; y_2 – содержание фосфора в надземных органах, мг/100 г сух. массы; x_1 – содержание Cl^- в ТПО, мг экв/100 г; x_2 – pH_{вод} в ТПО; R – коэффициент корреляции; F – критерий Фишера.

Однако на питание мари сизой фосфором негативно сказалось ощелачивание ТПО (табл. 20). Значительная доля почвенных фосфатов представлена солями кальция и железа, в щелочной среде их растворимость понижена. Вероятно, по этой причине увеличение pH от 7,2 до 8,9 согласно уравнению регрессии сопровождалось снижением содержания фосфора в корнях мари от 124 мг/100 г сухой массы до 87 мг/100 г сухой массы (на 31 %). У молокана небольшое ощелачивание ТПО активизировало накопление фосфора в подземных органах (табл. 20, рис. 16). Расчеты по уравнению регрессии показали, что при величине pH = 7 содержание фосфора составляло 22 мг/100 г сухой массы, а при pH = 7,8 количество фосфора увеличилось до 184 мг/100 г сухой массы.

Сера. Входит в состав важнейших аминокислот – цистеина и метионина, которые могут находиться в растениях, как в свободном виде, так и в составе белков. Метионин найден в активных центрах многих ферментов. Одна из основных функций серы в белках и полипептидах – участие SH-групп в образовании ковалентных, водородных, меркаптидных связей, поддерживающих трёхмерную структуру белка. Другая важнейшая функция серы в растительном организме состоит в поддержании определенного уровня окислительно-восстановительного потенциала клетки за счет обратимости реакций цистеин \leftrightarrow цистин и SH-глутатион \leftrightarrow S-S-глутатион. Эти редокс-системы могут связывать или освобождать атомы водорода в зависимости от преобладающих метаболических условий в клетке. Сера входит также в состав важнейших биологических соединений – коэнзима А и витаминов (липоевой кислоты, биотина, тиамина) и в форме этих соединений принимает участие в энзиматических реакциях клетки. При недостатке серы происходит торможение синтеза серосодержащих аминокислот и белков, снижается фотосинтез и скорость роста растений, особенно их надземной части. Симптомами дефицита серы является побледнение и потемнение листьев (Полевой, 1989).

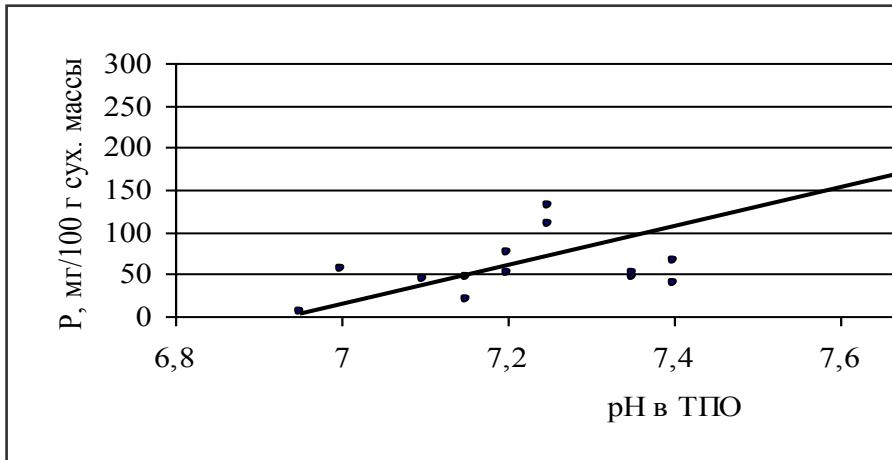


Рис. 16. Регрессионная зависимость между содержанием фосфора в корнях молокана татарского и $\text{рН}_{\text{вод}}$ корнеобитаемого слоя ТПО

Содержание серы в органах растений зоны солеотвалов меньше, чем остальных минеральных элементов. На фоне варьирования количества серы были заметные различия в ее содержании в листьях разных растений (табл. 21). В природе встречаются хлорид- и сульфат-аккумулирующие растения (Базилевич, Родин, 1965). В среднем пониженным количеством серы в листьях отличились бескильница и молокан, а наибольшее

количество этого элемента содержали листья мать-и-мачехи и особенно горца. В подземных органах количество серы повышен у мать-и-мачехи, а горец содержит серы в несколько раз больше чем остальные виды.

Не установлено достоверных связей между количеством серы в органах растений и показателями засоленности и щелочности ТПО.

Таблица 21

Содержание SO_4 в органах растений, мг/100 г сухой массы

Вид	N	Среднее	Ошибка средней	Диапазон изменений		Доверительный интервал	
				Min	Max	-95%	+95%
Листья							
Горец птичий	10	141	14	77	230	109	172
Бескильница расставленная	14	40	7	5	93	24	56
Марь сизая	10	40	7	20	77	24	54
Мать-и-мачеха	10	109	20	50	258	63	154
Молокан татарский	14	7	1	5	13	6	8
Подземные органы							
Горец птичий	10	156	21	56	257	109	204
Бескильница расставленная	10	15	3	7	28	9	21
Марь сизая	10	41	7	15	78	25	57
Мать-и-мачеха	10	57	10	21	111	35	79
Молокан татарский	14	11	2	4	27	7	16

Таким образом, у синантропных растений, адаптированных к условиям зоны солеотвалов, прослежено разное воздействие техногенного засоления и щелочности на минеральное питание. Солеустойчивый молокан увеличивал содержание калия, кальция, фосфора при повышении уровня засоленности ТПО и повышении щелочности (до 8 pH). У остальных видов обнаружена

отрицательная связь между содержанием питательных элементов (кальция, фосфора, магния) и засолением, щелочностью ТПО.

Зависимость между накоплением засоляющих ионов и питательных элементов в органах растений

В условиях влажного климата засоление поверхностных слоев ТПО неустойчиво, дожди вызывают рассоление, а при сухой погоде идет подтягивание солевых растворов снизу и испарительная концентрация солей. Растения стремятся сохранить внутренний гомеостаз в условиях меняющихся показателей корневой среды. Был проведен поиск зависимостей между количеством питательных элементов и содержанием свободных ионов Na^+ и Cl^- в органах этих же пяти видов растений.

На активную роль калия в адаптации растений к техногенному засолению указывают полученные уравнения регрессии (табл. 22). Так, при увеличении содержания Na^+ в корнях бескильницы от 240 до 850 мг/100 г сухой массы наблюдалось повышение количества K^+ в листьях от 93 мг/100 г сухой массы до 944 мг/100 г сухой массы. В то же время повышение содержания Cl^- в листьях от 560 до 1190 мг/100 г сухой массы сопровождалось накоплением K^+ в корнях от 93 до 408 мг/100 г сухой массы (рис. 17).

При накоплении солей горцем также идет активизация процесса поглощения калия, что отражает регрессионная зависимость между количеством ионов K^+ и Na^+ в листьях (табл. 22). Согласно данной зависимости в надземных органах горца при содержании ионов Na^+ около 65 мг/100 г количество K^+ составляло 967 мг/100 г сухой массы; а при количестве Na^+ около 345 мг/100 г содержание K^+ составило 1723 мг/100 г сухой массы.

Таблица 22

**Зависимость между количеством K^+ , Na^+ и Cl^- в органах
растений**

Вид	Уравнение регрессии
Бескильница расставленная	$y_1 = -187 + 0,5 x_1, R = 0,68, F = 8,7$
	$y_2 = -501 + 1,7 x_4, R = 0,69, F = 9,1$
Горец птичий	$y_2 = 792 + 2,7 x_3, R = 0,69, F = 14,82$
Мать-и-мачеха обыкновенная	$y_1 = 1003 + 3,0 x_4, R = 0,74, F = 8,5$
	$y_1 = 671 + 0,8 x_2, R = 0,81, F = 13,7$
Молокан татарский	$y_2 = -2195 + 8,2 x_2, R = 0,51, F = 4,2$

Примечание:

y_1 – содержание K^+ в корнях, мг/100 г сух. массы;

y_2 – содержание K^+ в листьях, мг/100 г сух. массы;

x_1 – содержание Cl^- в листьях, мг/100 г сух. массы;

x_2 – содержание Cl^- в подземных органах, мг/100 г сух. массы;

x_3 – содержание Na^+ в листьях, мг/100 г сух. массы;

x_4 – содержание Na^+ в подземных органах, мг/100 г сух. массы;

R – коэффициент корреляции;

F – критерий Фишера.

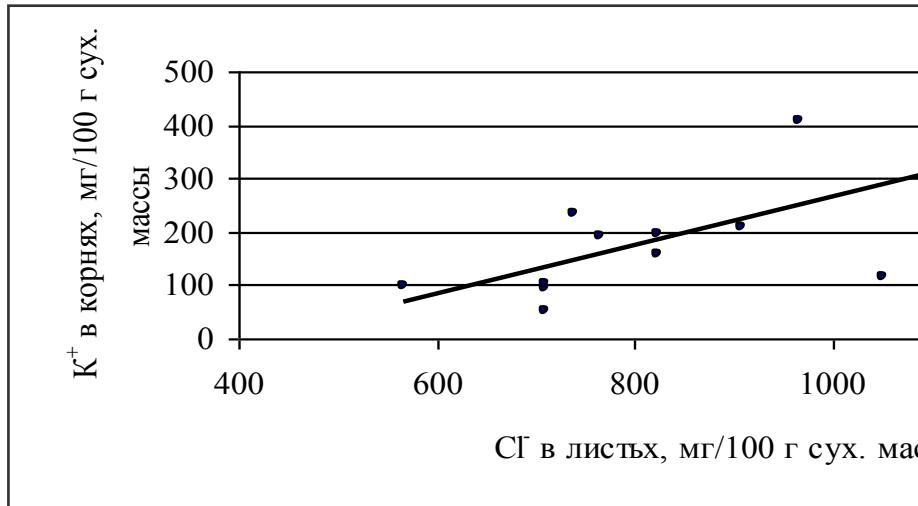


Рис. 17. Регрессионная зависимость между содержанием Cl⁻ в листьях и содержанием K⁺ в корнях бескильницы расставленной

В корнях мать-и-мачехи увеличение количества Na⁺ и Cl⁻ также сопровождалось усиленным поглощением K⁺ (табл. 22, рис. 18). Так, согласно уравнениям при содержании в корневищах Na⁺ 110 мг/100 г сухой массы количество K⁺ в них составило 1333 мг/100 г сухой массы, а при Na⁺ 820 мг/100 г сухой массы

содержание K^+ повысились до 3463 мг/100 г сухой массы (возросло в 2,6 раза). При количестве Cl^- 600 мг/100 г сухой массы содержание K^+ составляло 1151 мг/100 г сухой массы, а при Cl^- 3000 мг/100 г было накопление K^+ до 3071 мг/100 г сухой массы (возросло в 2,7 раза). Накопление Cl^- в корнях молокана сопровождалось усиленным поглощением K^+ . При увеличении содержания Cl^- в корнях растения от 510 до 1400 мг/100 г сухой массы количество K^+ в листьях повысилось от 1987 до 9285 мг/100 г сухой массы (табл. 22).

Известно, что роль кальция в регуляции клеточных процессов при солевом стрессе заключается в формировании проницаемости мембран. В адаптации растений к техногенному засолению кальций играет определенную роль. У горца птичьего аккумуляция Са усилилась одновременно с накоплением ионов Na^+ в листьях (табл. 22). Согласно полученной регрессионной зависимости при содержании ионов Na^+ около 60 мг/100 г сухой массы количество Са составило около 612 мг/100 г сухой массы, а при накоплении ионов Na^+ до 340 мг/100 г содержание Са увеличилось более чем в 2 раза и составило 1312 мг/100 г сухой массы. Концентрация Na^+ и Cl^- в корневищах мать-и-мачехи также сопровождалось усиленным поглощением Са (табл. 23). Так, согласно уравнению при содержании Na^+ 70 мг/100 г сухой массы количество Са составило 155 мг/100 г сухой массы, а при содержании Na^+ 650 мг/100 г сухой массы – Ca^{2+} до 1199 мг/100 г сухой массы.

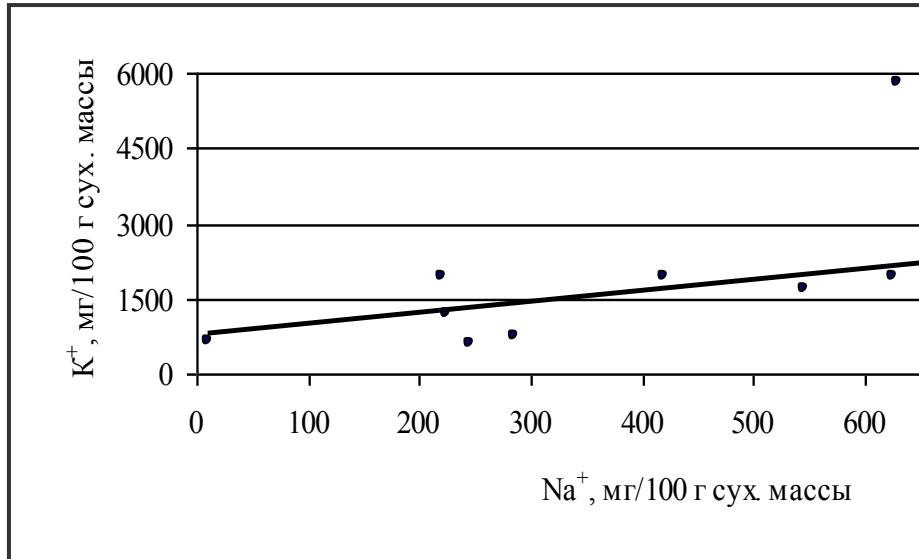


Рис. 18. Регрессионная зависимость между содержанием Na^+ и K^+
в корневищах мать-и-мачехи обыкновенной

Таким образом, доля кальция возросла в 7,7 раза. При количестве Cl^- 600 мг/100 г содержание Ca^{2+} составило 317 мг/100 г сухой массы, а при количестве Cl^- 3000 мг/100 г – Ca 1277

мг/100 г сухой массы. Таким образом, увеличение концентрации ионов хлора в 5 раз сопровождалось увеличением содержания кальция в 4 раза.

Таблица 23

**Зависимость между количеством Са, Na^+ и Cl^-
в органах растений**

Вид	Уравнение регрессии
Горец птичий	$y_1 = 462 + 2,5 x_2, R = 0,74, F = 7,47$
Мать-и-мачеха обыкновенная	$y_2 = 29 + 1,8 x_3, R = 0,83, F = 16,2$ $y_2 = 77 + 0,4 x_1, R = 0,79, F = 13,0$

Примечание:

y_1 – содержание Са в листьях, мг/100 г сух. массы;

y_2 – содержание Са в подземных органах, мг/100 г сух. массы;

x_1 – содержание Cl^- в подземных органах, мг/100 г сух. массы;

x_2 – содержание Na^+ в листьях, мг/100 г сух. массы;

x_3 – содержание Na^+ в подземных органах, мг/100 г сух. массы;

R – коэффициент корреляции;

F – критерий Фишера.

Подтвердилось установленное выше отрицательное влияние засоления на поглощение Mg горцем птичьим (рис. 19): $y = 1121 - 0,6 x, R = 0,79, F = 9,68$, где y – содержание Mg в корнях, мг/100 г сух. массы, x – содержание Cl^- в корнях, мг/100 г сух. массы. Согласно полученной регрессионной зависимости при содержании ионов Cl^- в корнях около 560 мг/100 г сухой массы количество Mg в корнях составляло около 785 мг/100 г сухой

массы, а при накоплении Cl^- до 1300 мг/100 г сухой массы содержание Mg снизилось до 341 мг/100 г сухой массы.

У мари сизой установлено увеличение содержания фосфора в листьях по мере накопления в них ионов Na^+ . Данная зависимость выражена уравнением: $y = 11,1 + 0,05 x$, $R = 0,72$, $F = 8,6$, где y – содержание фосфора в листьях, мг/100 г сухой массы; x – содержание Na^+ в надземных органах, мг/100 г сухой массы. Согласно уравнению, увеличение количества натрия в листьях с 200 до 1000 мг/100 г сопровождался увеличением количества фосфора с 21 до 61 мг/100 г сухой массы.

Как указано выше (см. табл. 21), молокан татарский содержал наименьшее количество серы. Накопление Cl^- в листьях молокана сопровождалось снижением содержания в них серы: $y = 11,2 - 0,003 x$, $R = -0,49$, $F = 3,9$. Согласно уравнению при увеличении содержания ионов хлора с 1000 до 1600 мг/100 г количество серы снизилось с 8,1 до 6,4 мг/100 г сухой массы листьев.

Таким образом, полученные регрессионные зависимости показали, что при усилении степени техногенного засоления (иногда и щелочности), как правило, возрастало накопление ионов калия в органах растений. В отдельных случаях соленакопление в органах растений сопровождалось концентрацией кальция и фосфора. Однако при высоком уровне техногенного засоления у растений, особенно у менее солеустойчивого горца птичьего, отмечались нарушения процессов сбалансированного минерального питания, о чем свидетельствовало снижение количества питательных элементов (Ca, Mg, P, S) в органах растений.

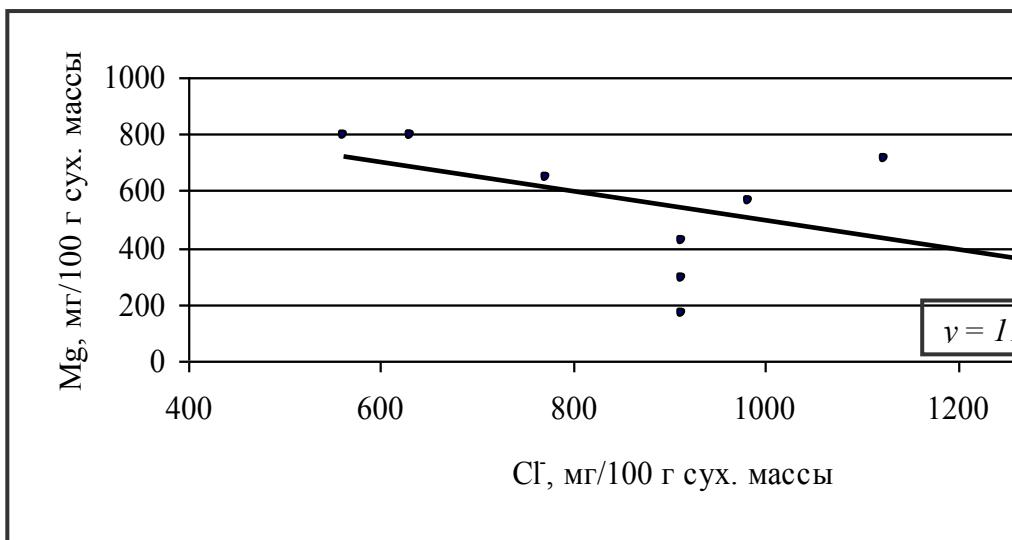


Рис. 19. Регрессионная зависимость между содержанием свободных ионов Cl^- и количеством Mg в корнях горца птичьего

5.4. Накопление растениями низкомолекулярных осмопротекторов

Об осмопротекторной роли пролина и растворимых сахаров в адаптации растений к солевому стрессу многократно указывали материалы научных исследований (Шевякова, 1983; Moftah, Michel, 1987; Venekamp, 1989; Балнокин и др., 1991; Chaudhary, 1997; Liu, Zhu, 1997; Кузнецов, Шевякова, 1999). Нами была поставлена цель – выявить участие этих веществ в формировании солеустойчивости синантропной растительности у солеоутков.

Растворимые сахара. Широко распространенными и универсальными осмолитами, оказывающими также протекторный эффект в стрессовых условиях, являются простые сахара, накапливающиеся при действии на растения засоления, засухи и других факторов (Шевякова и др., 1994). При осмотическом стрессе растворимые сахара накапливаются в листьях многих видов растений. В этих органах синтез сахарозы стимулируется, тогда как синтез крахмала подавляется. В некоторых случаях стимулируется гидролиз крахмала (Zrenner, Stitt, 1991; Geigenberger et al., 1997).

Одной из главных функций растворимых углеводов, накапливаемых при стрессе, является их антиденатурационное действие на белково-липидные компоненты клеток. Они принимают участие в стабилизации биологических мембран. Имеются сведения об участии сахаров в изменении гормонального баланса растений, их способности образовывать коньюгаты с фитогормонами – активаторами роста, в частности с ауксинами. Этим, вероятно, объясняются рост-ингибирующие эффекты сахаров. Торможение роста, как правило, сопровождается кардинальной перестройкой метabolизма, связанной с ингибированием ряда энергоемких анаболических

процессов и приводящей к неспециальному повышению устойчивости организмов. Низкомолекулярные углеводы способны связывать свободные радикалы (Аверьянов, Лапикова, 1989). В связи с этим накопление низкомолекулярных углеводов и изменение их компартментации может приводить к ингибиции деструктивной реакции свободнорадикального окисления.

Рассматривая физиологическую роль растворимых углеводов в условиях стресса, следует отметить, что низкомолекулярные соединения, в том числе и сахара, могут выступать в качестве «мягких» неспецифических ингибиторов метаболизма. Замедление основных звеньев метаболизма может происходить вследствие адсорбции низкомолекулярных соединений на поверхности макромолекул ферментов и препятствования их конформационным изменениям, необходимым для осуществления катализа. Такое явление может, по-видимому, не только приводить к замедлению метаболизма, но и одновременно способствовать стабилизации белковых молекул, защищая их от инактивации. Способствуя повышению гидрофильности коллоидов, сахара снижают проницаемость цитоплазмы для солей.

Защитное действие сахаров в условиях солевого стресса зависит не столько от их наличия, сколько от их способности к метаболизации. Это может свидетельствовать о существовании иных, помимо осмотического, механизмов защитного действия. Одним из них может быть использование клеткой этих соединений как энергетического и пластического материала (Колупаева, Трунова, 1992, 1994).

Как показали результаты проведенных нами опытов, более высокий уровень содержания моносахаров как в надземной части,

так и в корнях отмечен у горца птичьего и вейника наземного (рис. 20). Кроме того, значительное количество моносахаров в надземной части накапливали донник белый (3,8 % сухой массы), донник желтый (3,6 % сухой массы) и нивяник обыкновенный (4,2 % сухой массы). Уcoleустойчивых мари сизой, мать-и-мачехи, одуванчика содержание моносахаров в органах заметно ниже. Установлена обратная связь между уровнем накопления в листьях растений ионов натрия и содержанием моносахаров: $y = 4,09 - 0,0013x$, $R = -0,59$, $F = 5,26$; $P = 0,0005$. Данная зависимость показывает, что растения с пониженнойcoleустойчивостью адаптируются путем ограниченной аккумуляции солей и осмопротекторного участия моносахаров.

В надземной части у большинства исследуемых растений количество моносахаров больше, чем в корнях, за исключением вейника, клевера и мать-и-мачехи, у которых содержание моносахаров в корнях незначительно выше.

О роли моносахаров в адаптации видов с низкойcoleустойчивостью свидетельствуют данные о повышенном содержании этих соединений в органах растений из зоны устойчивого засоления, по сравнению с зоной неустойчивого засоления (рис. 33). Содержание моносахаров в надземных органах у нивяника обыкновенного и донника желтого из зоны устойчивого засоления выше в среднем в два раза, а у донника белого – в 10 раз. В корнях исследуемых растений количество моносахаров в засоленных условиях возрастает в 1,5-2 раза, а у донника белого – почти в 4,5 раза.

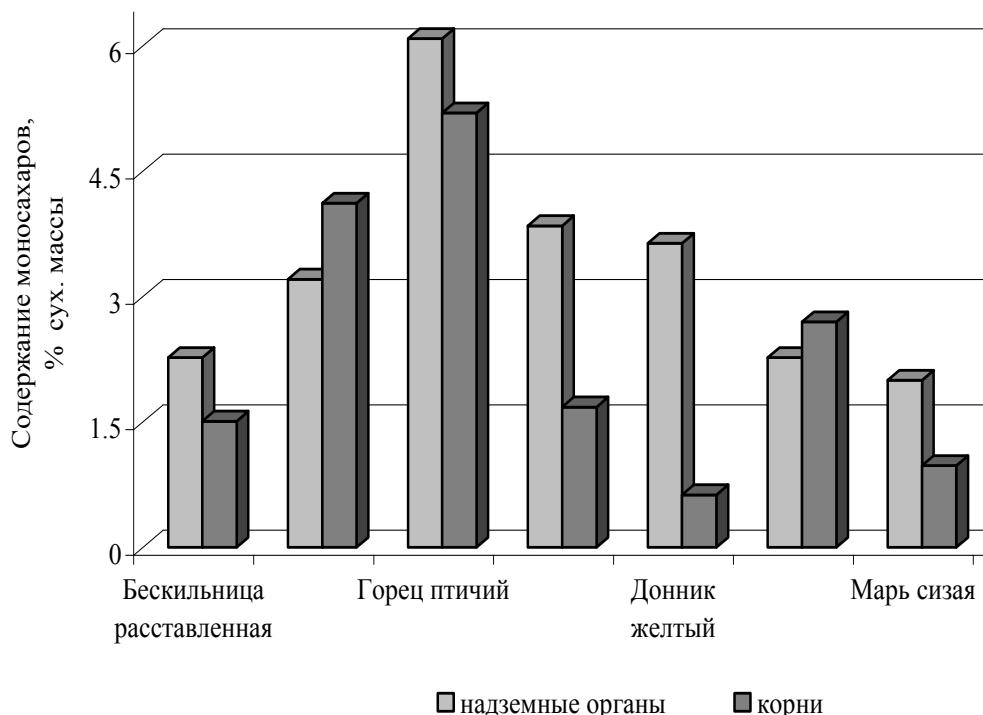
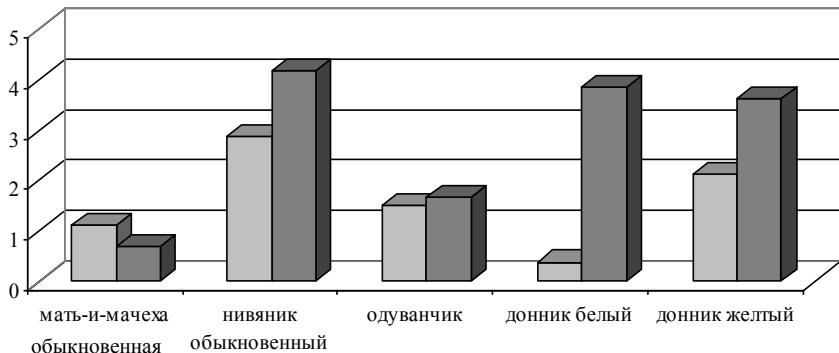


Рис. 20. Содержание моносахаров в органах растений, произрастающих в условиях устойчивого техногенного засоления, % сухой массы

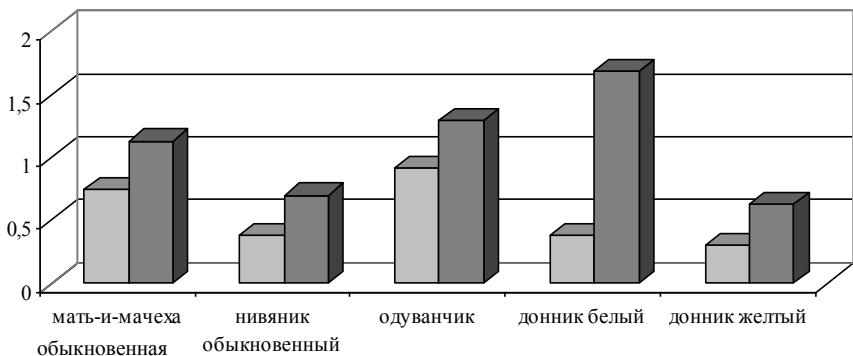
Образующиеся при участии моносахаров органические кислоты, как отмечает Б.П. Строгонов (1973), могут связывать избыточное количество поступающих в растение вредных ионов,

регулируют ионный баланс растений, поддерживают электронейтральность в клетках и нейтрализуют соединения основного характера.

Надземные органы



Корни



■ содержание моносахаров в органах растений зоны неустойчивого засоления

■ содержание моносахаров в органах растений зоны устойчивого засоления

Рис. 21. Содержание моносахаров в органах растений, произрастающих в зонах разного засоления, % сухой массы

В листьях более устойчивых мать-и-мачехи и одуванчика не выражено увеличение запаса моносахаров с ростом засоленности ТПО.

Таким образом, установлено, что содержание моносахаров повышенено в органах растений, характеризующихся меньшей солеустойчивостью. Количество моносахаров возрастало в листьях и подземных органах растений в условиях устойчивого засоления по сравнению с растениями из зоны неустойчивого засоления.

Пролин является одним из наиболее распространенных совместимых осмолитов в высших растениях. Свободный пролин и пролин в составе белковой молекулы – обязательные компоненты растительной клетки. Содержание свободного пролина многократно (в десятки, иногда в сотни раз) возрастает в условиях засухи, засоления, действия низких температур и других факторов, инициирующих понижение водного потенциала клеточного сока (Шевякова, 1983).

Свободный пролин при стрессе обладает полифункциональным биологическим эффектом, который проявляется не только в осморегуляторной, но и в антиоксидантной, энергетической и других функциях, обеспечивающих поддержание клеточного гомеостаза и его переход в новое адаптивное состояние.

Принято считать, что суперпродукция свободного пролина в условиях водного дефицита приводит к повышению осмотического давления клеточного сока и сопровождается увеличением устойчивости растений на фоне снижения водного потенциала почвенного раствора.

При оценке вклада пролина в поддержание осмотического потенциала клеточного сока важно иметь в виду, что пролин аккумулируется главным образом в цитоплазме, которая составляет в среднем лишь 5-10 % от общего клеточного объема. Расчет концентрации пролина на объем цитоплазмы, а не на

объем всей клетки свидетельствует о 10-20-кратном увеличении его реального вклада в поддержание осмотического потенциала клетки. Однако водная среда имеется не только в цитоплазме и в вакуоли, но и в свободном межклеточном пространстве, что создает дополнительные проблемы при количественной оценке осмотического вклада пролина (Кузнецов, Шевякова, 1999).

Помимо осморегуляторного пролин обладает и стресс-протекторным (защитным) действием, которое проявляется в его способности прямо или опосредованно взаимодействовать с макромолекулами и тем самым способствовать сохранению их нативной конформации в условиях стресса.

Антиоксидантное действие пролина характеризуется его способностью защищать от повреждения белки и мембранны за счет инактивации гидроксильных радикалов и других высокореактивных соединений, образование которых индуцируется в условиях действия многих стрессоров, тормозящих процессы транспорта электронов в хлоропластах и митохондриях (Кузнецов, Шевякова, 1999).

J.H. Venekamp (1989) полагает, что образование пролина в условиях стресса является способом регуляции pH цитозоля.

В литературе имеются и другие точки зрения о роли пролина в адаптации растений. Так, A.E. Moftah и B.E. Michel (1987) считают, что пролин накапливается вследствие стресса и не является маркером устойчивости. J. Liu и J.-K. Zhu (1997) наблюдали, что при солевом стрессе чувствительные к засолению растения содержали больше пролина, чем устойчивые. Кроме того, солевой стресс не всегда индуцирует синтез пролина в цитоплазме: существует специфический ответ на определенные ионы, а не на засоление в целом (Chaudhary, 1997).

При накоплении пролина у высших растений в условиях осмотического стресса окисление избытка пролина подавлено и сохраняется высокий уровень свободного пролина. Напротив, при снятии водного или солевого стресса окисление пролина активируется (Drossopoulos et al., 1985).

Высшие растения – гликофиты и галофиты – различаются по способности накапливать пролин. Существуют пролин-аккумулирующие виды. У них содержание этой аминокислоты при стрессе увеличивается в 100 раз (ячмень, шпинат, арахис, хлопчатник, тамарикс, сведа, кермек). У других растений (подсолнечник, многие суккуленты) вклад пролина в осморегуляцию невелик (Шевякова, 1983). В проведенных A. Cavalieri et al. (1977) исследованиях из болотных галофитов были выделены три группы растений с очень высокой аккумуляцией пролина в тканях при засолении хлоридом натрия, с заметным повышением уровня пролина и со слабым увеличением количества пролина вплоть до высоких концентраций NaCl. В исследованиях Ю.В. Балнокина и др. (1991) показано, что нет корреляции между концентрацией пролина в тканях солероса, петросимонии, климакоптеры и ростом уровня засоления среды. Сделан вывод об отсутствии осморегуляторной функции пролина у этих галофитов. Как отмечает Н.И. Шевякова (1983), у солероса европейского аккумуляция в листьях пролина была несущественна для адаптации и выживания растений в условиях солевого стресса. В опытах Ю.В. Иванова и др. (2006) было показано, что и у гликофитов, и у галофитов, первым ответом на стресс является накопление свободного пролина в листьях, причем в гликофитах эта индукция в несколько раз выше.

В большинстве исследований феномен накопления пролина связывается с устойчивостью к стрессу. Подтверждением

этому служит лучшая адаптация и выживание видов, накапливающих пролин в условиях водного дефицита и засоления (Франко, Мело, 2000).

Наши исследования показали, что более чувствительные к засолению растения содержат пролина больше, чем устойчивые. Так, его наибольшее содержание наблюдалось в надземных органах горца, клевера, донника белого и желтого по сравнению с молоканом, марью, бескильницей, вейником и одуванчиком (рис. 22). В адаптации мать-и-мачехи, по-видимому, пролин, также имеет существенное значение, повышая солеустойчивость этого таежно-лесного вида.

Влияние засоления на накопление пролина наблюдали у видов с относительно пониженнной солеустойчивостью. В условиях устойчивого засоления донник белый и донник желтый накапливали в листьях практически в 2 раза больше пролина, чем в зоне неустойчивого засоления (рис. 23). По-видимому, эти данные подтверждают точку зрения, что пролин выполняет осмопротекторную роль в условиях засоления.

В листьях одуванчика и молокана содержание пролина низкое и практически одинаково в обеих зонах засоления. В ряде научных работ (Moftah, Michel, 1987; Chaudhary, 1997) установлено, что солевой стресс не всегда индуцирует синтез пролина; у некоторых галофитов пролин не вносит существенный вклад в устойчивость (Шевякова, 1983; Балнокин и др., 1991). Молокан татарский характеризуется повышенной солеустойчивостью и эффективной системой избирательного накопления солей и, по-видимому, роль пролина в его адаптации несущественна.

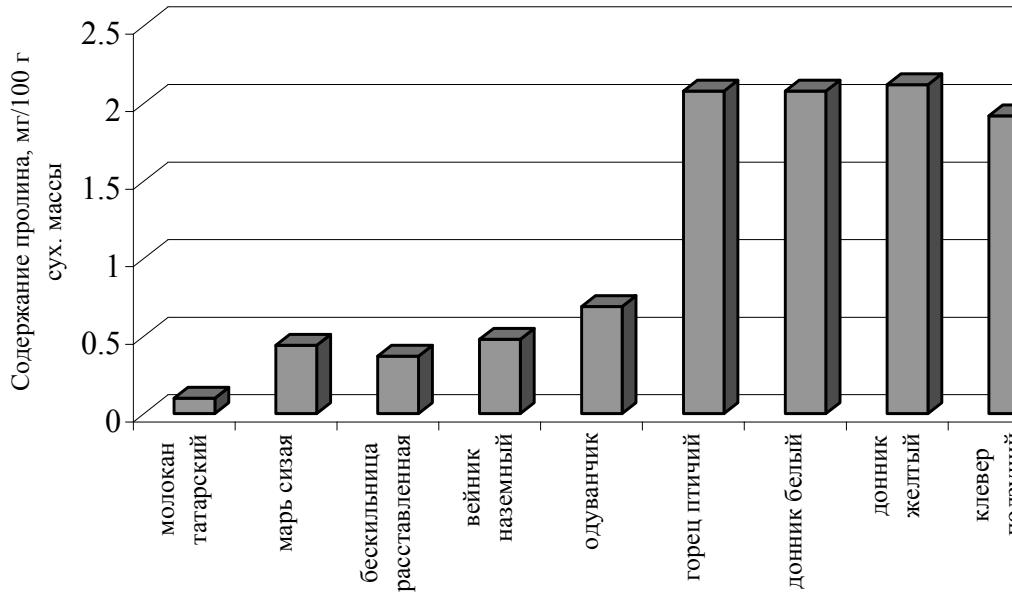


Рис. 22. Содержание пролина в листьях растений зоны
устойчивого засоления

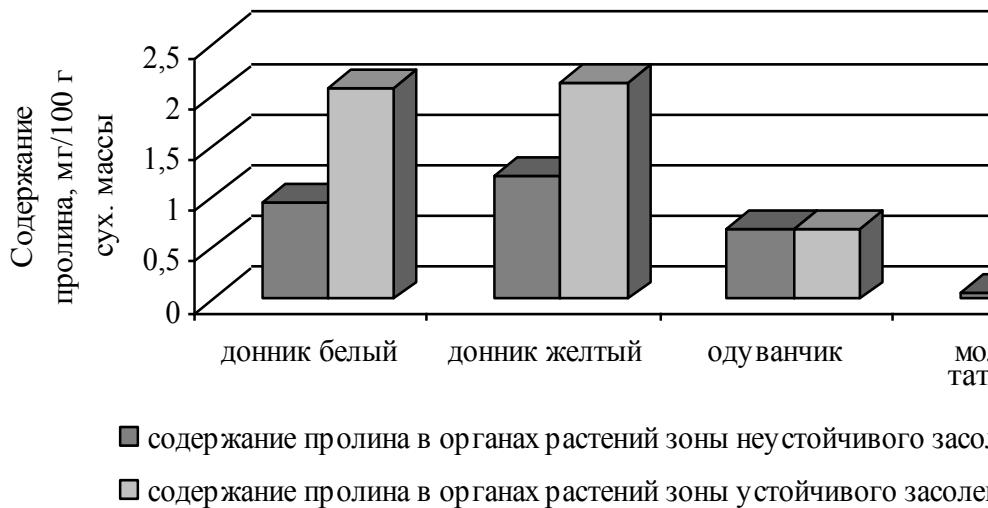


Рис. 23. Содержание пролина в надземных органах растений, произрастающих в зонах разного засоления

Таким образом, в условиях техногенного засоления содержание пролина повышенено, как правило, у растений с

меньшей солеустойчивостью (донники, клевер, горец, полынь, бодяк) по сравнению с солеустойчивыми растениями (бескильницей, молоканом, марью, одуванчиком). У менее солеустойчивых растений производование пролина увеличивалось в зоне устойчивого засоления по сравнению с растениями, произрастающими в зоне неустойчивого засоления.

5.5. Компоненты антиоксидантной защиты растений

Сдвиг равновесия в сторону прооксиданотов считают наиболее информативным показателем при оценке степени влияния засоления на растения (Курганова и др., 1997, 1999; Foyer et al., 2011; Креславский и др., 2012). Ключевую роль в обезвреживании АФК играют скоординированные изменения активностей супероксиддисмутазы, полифенолоксидазы и каталазы.

Катализ является одним из активных ферментов, обладающих рекордными скоростями действия. Она разлагает перекись водорода, окисляя при этом ряд субстратов, участвует в аскорбат-глутатионовом цикле, регулирующем окислительно-восстановительное равновесие. Ее биологическая роль заключается также в дополнительном снабжении растений кислородом (Johin, 1993; Талиева, Мишина, 1996; Карташов и др., 2008; Ху и Лиу, 2008; Прадедова и др., 2010).

Важная роль каталазы в формировании солеустойчивости и усиления ее активности отмечено в исследованиях П. Ахмада и др. (2010) с шелковицей, Т. Коса et al. (2007) и A.D. Azevedo-Neto et al. (2006) с кунжутом. В условиях солевого стресса механизмы адаптации при участии каталазы и пероксидазы были общими у

разных групп растений (Миттова, Игамбердиев, 2000; Ху, Лиу, 2008).

По мнению Т.Н. Чирковой (2002), изменение активности каталазы во многом связано с биологическими особенностями видов и это может быть в некоторой степени показателем реакции растений на комплекс экологических воздействий.

В наших исследованиях установлено, что наиболее высокий уровень каталазной активности характерен для галофита триостренника приморского. Растения, произрастающие в зоне устойчивого засоления, характеризовались более высокой активностью каталазы по сравнению с зоной неустойчивого засоления (табл. 24). Особенно сильно возросла активность фермента в условиях более сильного засоления у пастернака лесного, характеризующегося невысокой солеустойчивостью.

Таблица 24

**Влияние техногенного засоления на активность каталазы
в листьях растений**

Вид	Зона	Активность каталазы, мл О ₂ за 3 мин
Мать-и-мачеха	Неустойчивое засоление	4.10 ± 0.10
	Устойчивое засоление	5.45 ± 0.15
Чина луговая	Неустойчивое засоление	5.46 ± 0.20
	Устойчивое засоление	7.06 ± 0.18
Пастернак лесной	Неустойчивое засоление	3.95 ± 0.28
	Устойчивое засоление	6.13 ± 0.37

Аскорбиновая кислота и глутатион входят в класс низкомолекулярных антиоксидантов, которые способны взаимодействовать с кислородными радикалами и органическими радикалами и ингибировать протекание свободнорадикальных процессов в клетках. Механизм действия низкомолекулярных антиоксидантов состоит в том, что они подставляют себя под удар реактивных производных кислорода и, окисляясь, прерывают опасную для клетки цепь реакций (Siess, 1997; Прадедова и др., 2011).

Низкомолекулярные антиоксиданты могут выполнять ряд других метаболических функций. В особенности это относится к аскорбиновой кислоте и глутатиону. Аскорбиновая кислота находится в водной фазе клетки, в хлоропластах, митохондриях и других структурах, а также в примембранном пространстве клеточных органелл. Она оказывает существенное воздействие на многие физиологические процессы растений, включая рост, дифференциацию тканей и органов, участвует в минимизации разрушений, вызванных окислительным стрессом при засолении.

Аскорбат выступает в качестве донора электронов в фотосинтетических реакциях и участвует в процессах фотофосфорилирования (Чупахина, 1997).

Аскорбиновая кислота имеет непосредственное отношение к накоплению и расходованию энергии, превращению одних веществ в другие (Marson, 1967; Кения и др., 1993; Меньщикова и др., 1993; Smirnoff, 1996; Mandy et al., 2009). Истощение пула аскорбиновой кислоты в хлоропластах и инактивация хлоропластных пероксидаз является одним из основных ограничений эффективности фотосинтеза в стрессовых условиях (Ishikawa, Shigeoka, 2008).

Аскорбиновая кислота зачислена сразу в две группы – первичной (непосредственная элиминация АФК) и вторичной (восстановление и синтез низкомолекулярных антиоксидантов) – антиоксидантной защиты; она непосредственно участвует в элиминации АФК в ферментативных и неферментативных процессах и является важным компонентом при восстановлении окисленного токоферола (Кения и др., 1993; Меньшикова и др., 1993; Чиркова, 2000; Зенков и др., 2001; Прадедова и др., 2011).

Способность к обратимым окислительно-восстановительным превращениям является одним из основных свойств аскорбиновой кислоты. В поддержании пула восстановленного аскорбата участвует клеточный глутатион (Чупахина, 1997).

Гидрофильный восстановленный глутатион так же, как аскорбат, находится в водной фазе клеток. Как антиоксидант он защищает тиоловые группы ферментов и других белков от окисления, участвует в стабилизации мембран при перекисном окислении липидов, реагирует с АФК, разрушает перекисные соединения. Все эти процессы связаны с окислением восстановленного глутатиона и превращением его дитиольную форму (Foyer et al., 1997; Wonisch, Shaur, 2001). Выступая в роли редокс-буфера, глутатион участвует в процессе передачи внутриклеточных редокс-сигналов, регулирует активность многих ферментов, обезвреживает разнообразные токсичные соединения и потенциально опасные молекулы (Кулинский, Колесниченко, 1990; Klatt, Lamas, 2000; Filomeni et al., 2002; Смирнова, Октябрьский, 2005).

При воздействии негативных факторов, в том числе засоления, восстановленный глутатион способствует превращению гидроперекисей в менее токсичные

оксипроизводные (Курганова и др., 1997, 1999; Ахмад и др., 2010).

Низкомолекулярные антиоксиданты функционируют, кооперируясь друг с другом, в составе ферментативных редокс-циклов. Они могут выступать в качестве ферментативных редокс-кофакторов окислительно-восстановительных циклов, из которых хорошо изучен аскорбат-глутатионовый редокс-цикл (Полесская, 2007). Разложение перекисей может осуществляться ферментативным редокс-циклом глутатиона.

В исследованиях у солеотвала более высокое содержание свободной аскорбиновой кислоты, которая включает восстановленную и окисленную формы, было отмечено у галофита триостренника приморского (табл. 25).

Таблица 25

**Влияние техногенного засоления на содержание свободной и связанный форм аскорбиновой кислоты в листьях растений
(мг % на сырую массу)**

Вид растения	Зона	Свободная форма	Связанная форма
Бодяк полевой	Неустойчивое засоление	$3,41 \pm 0,17$	$4,93 \pm 0,10$
	Устойчивое засоление	$5,64 \pm 0,25$	$6,04 \pm 0,11$
Нивяник обыкновенный	Неустойчивое засоление	$3,43 \pm 0,22$	$4,45 \pm 0,02$
	Устойчивое засоление	$4,84 \pm 0,18$	$6,02 \pm 0,11$
Ястребинка щитковая	Неустойчивое засоление	$3,19 \pm 0,28$	$3,87 \pm 0,07$
	Устойчивое засоление	$5,78 \pm 0,27$	$4,40 \pm 0,18$
Триостренник приморский	Устойчивое засоление	$13,80 \pm 0,22$	$4,62 \pm 0,07$

Именно эти формы аскорбата играют существенную физиологическую роль в регуляции многих клеточных процессов, оказывают влияние на ферментативную активность, а также участвуют в адаптации к солевому и другим видам стресса (Кения и др., 1993; Чиркова, 2002). Усиление техногенного засоления вызвало повышение уровня свободной аскорбиновой кислоты у исследуемых растений по сравнению с зоной неустойчивого засоления (табл. 25, рис. 24).

Связанная форма аскорбиновой кислоты не является активной, но обеспечивает по мере необходимости пополнение запаса свободной формы. Под влиянием повышенного антропогенного засоления произошло увеличение количества связанной формы аскорбиновой кислоты в листьях бодяка и нивянника, но оно было менее существенным по сравнению со свободной (табл. 25, рис. 24). У ястребинки щитковой не установлено существенных различий в величине данного показателя между растениями из разных зон засоления. Галофит триостренник характеризовался преобладанием свободной формы аскорбиновой кислоты над связанный.

Галофит триостренник приморский характеризовался довольно высоким конститутивным уровнем восстановленного глутатиона. Под влиянием устойчивого техногенного засоления в листьях растений повысилось содержание восстановленного глутатиона (табл. 26, рис. 24).

Известно, что существует зависимость между устойчивостью растений к неблагоприятным факторам среды и уровнем, направленностью окислительно-восстановительных процессов в клетках (Чиркова, 2002; Карташов и др., 2008).

Таблица 26

**Влияние техногенного засоления на содержание
глутатиона в листьях растений**

Вид	Зона	Глутатион, мг % на сырую массу
Бодяк полевой	Неустойчивое засоление	$3,07 \pm 0,21$
	Устойчивое засоление	$4,65 \pm 0,18$
Нивяник обыкновенный	Неустойчивое засоление	$2,82 \pm 0,17$
	Устойчивое засоление	$6,40 \pm 0,21$
Ястребинка щитковая	Неустойчивое засоление	$2,56 \pm 0,14$
	Устойчивое засоление	$4,68 \pm 0,04$

Аскорбиновая кислота и глутатион – сильные восстановители. Величина общей редуцирующей активности показывает суммарную восстановительную активность растительной ткани, направленную на прерывание цепи окислительных реакций в клетке (табл. 27, рис. 24).

Таблица 27

**Влияние техногенного засоления на общую редуцирующую
активность листьев растений**

Вид	Зона	Редуцирующая активность, мл 0,001 М KJ_0_3 на 10 г сырой массы
Бодяк полевой	Неустойчивое засоление	$3,83 \pm 0,26$
	Устойчивое засоление	$8,17 \pm 0,44$
Нивяник обыкновенный	Неустойчивое засоление	$4,67 \pm 0,33$
	Устойчивое засоление	$9,17 \pm 0,33$
Ястребинка	Неустойчивое засоление	$3,17 \pm 0,44$

щитковая	Устойчивое засоление	$8,00 \pm 0,76$
----------	----------------------	-----------------

В условиях устойчивого техногенного засоления показатель общей редуцирующей активности у растений был выше, чем в зоне неустойчивого засоления, что свидетельствует об активации защитных механизмов антиоксидантной системы. У галофита триостренника приморского уровень общей редуцирующей активности листьев самый высокий.

На рис. 24 представлены данные по показателям редуцирующей активности в листьях бодяка полевого и нивяника обыкновенного, которые хорошо демонстрируют тенденцию к накоплению антиоксидантов по мере усиления уровня техногенного засоления.

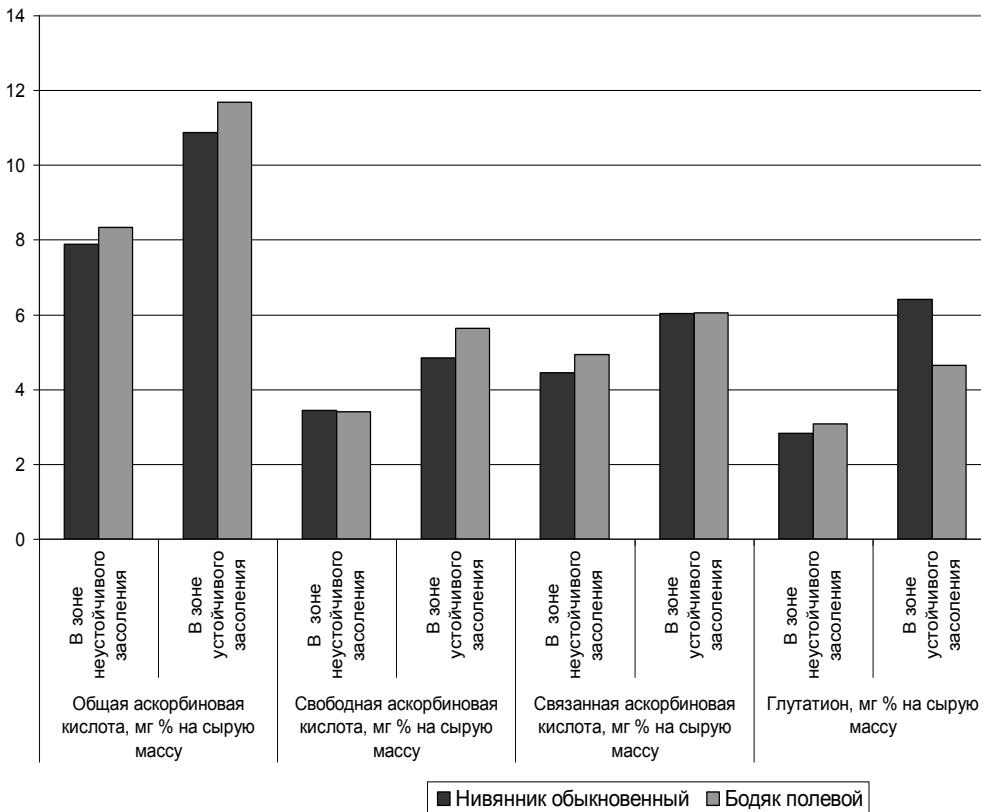


Рис. 24. Накопление некоторых антиоксидантов растениями у солеотвалов

Глава 6. Аккумуляция микроэлементов растительностью зоны солеотвалов

6.1. Интенсивность накопления микроэлементов растениями

Захват рассеянных элементов растительностью означает их вовлечение в совершенно особую форму движения – биологическую миграцию. Растительность в разных природных зонах может накапливать разное количество тяжелых металлов. Хром концентрируется в степной зоне, медь и железо – в пустынной, марганец – в тундровой и лесной, причем наибольшее содержание его (> 100 мг/кг) – в надземной части папоротников и хвоющей (Биогеохимический ..., 1987). Меди довольно много в сныти, папоротнике, хвоще, мхах – 6-8 мг/кг, в злаках – 3-13 мг/кг, в солянках – 2-3 мг/кг (Ильин, 1973).

По абсолютному содержанию в растительном веществе тяжелые металлы можно разделить на 3 группы (Ильин, 1991):

- 1) элементы повышенной концентрации (Mn, Zn);
- 2) элементы средней концентрации (Cu, Ni, Cr, Pb);
- 3) элементы низкой концентрации (Cd, Co).

Химический состав живого вещества формируется и приспосабливается к химическому составу окружающей среды в течение длительных периодов геологического времени. Все организмы выработали механизмы активного извлечения элементов, участвующих в жизненных процессах, и удаления токсичных избытков других элементов (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Ильин, 1991; Ковалевский, 1991).

При нормальных концентрациях содержание в растениях Zn, Mo, Co, Cd хорошо коррелирует с их содержанием в почве, а поступление Pb, Cr не обнаруживает такой закономерности.

Такие элементы, как Ni, Cd, Cs, Rb, легко поглощаются корнями растений, а Ti, Cr, Zr, Pb, Sc, Bi, Ga – слабо доступны. Mn, Zn, Cd, Mo легко перемещаются из корней в верхнюю часть растения, а Cr, Zr и Pb накапливаются в корнях (Bockman, Kongshaug, 1992).

Многие элементы (Cd, Co, Zn, Zr, Cu, Pb) могут проникать в растения через листья, при этом кадмий и цинк, поглощенные надземной частью, не могут быстро перемещаться к корням, а медь наоборот очень подвижна (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

По фитотоксичности и способности накапливаться в растениях в избытке выделяют ряд $Cd > Cu, Zn > Pb$. Загрязнение кадмием очень опасно, так как он накапливается в растениях больше нормы даже при слабом загрязнении почвы (Овчаренко и др., 1998).

А.Л. Ковалевский (1991) разделил растения по типу поглощения металлов на безбарьерные и барьерные. Содержание элемента в золе безбарьерных растений растет пропорционально содержанию его в среде. Наиболее типичным безбарьерным органом являются корни. Максимальная концентрация тяжелых металлов наблюдается в покровных тканях – корке и коре, наименьшая наблюдается в проводящих тканях – флоэме и ксилеме.

У барьераных растений имеется порог концентрации, выше которого они прекращают поглощать элемент, несмотря на увеличение его в среде, при этом токсического действия не наблюдается. Барьерное накопление в одних органах и частях растений может сопровождаться безбарьерным накоплением в других, т. е. наблюдается дифференциация разных анатомических частей по типам накопления химических элементов. Например, узлы стеблей злаков могут иметь безбарьерный, а междуузлия

стеблей – барьерный тип, последний характеризуется поступлением металлов в допустимых пределах, называемых пороговой концентрацией (Ковалевский, 1991).

Пороговые концентрации имеют не только верхний, но и нижний предел, за которыми проявляются морфологические и физиологические изменения. У безбарьерных организмов нет таких механизмов регуляции поступления металлов, и поэтому они могут существовать в среде с определенным их содержанием.

Есть растения устойчивые к высоким концентрациям определенных тяжелых металлов, способные даже накапливать их в своих тканях: например, чай может содержать меди до 15 мг на 1 кг сухого веса (Орлов, Безуглова, 2000). У неадаптивных растений под влиянием высоких концентраций развиваются уродливые и угнетенные формы, не дающие семян или образующие невсхожие семена (Добровольский, 2003).

Приспособливаясь к высоким концентрациям тяжелых металлов, растения создают новые формы. Среди них особую группу составляют эндемики – виды, имеющие очень узкий ареал распространения. Морфологическая изменчивость проявляется по-разному, это может быть полиморфизм цветков под влиянием свинца или цинка, нарушение и изменение пигментации листьев из-за никеля, ртути, марганца. Эндемическая флора обычно формируется на рудных месторождениях: гальмейная – на почвах, богатых цинком (ярутка и фиалка гальмейные), купрофиты – на почвах, богатых медью (смолевка обыкновенная, гладиолусы, качим на Алтае); на почвах, содержащих много свинца, прекрасно себя чувствует овсяница бороздчатая (Орлов, Безуглова, 2000).

Отмечены основные реакции, связанные с токсическим действием избытка элементов на растения (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989):

1. Изменение проницаемости клеточных мембран (Cd, Cu, Pb).
2. Реакции тиольных групп с катионами (Ag, Pb).
3. Конкуренция с жизненно важными метаболитами (As, Sb).
4. Большое сродство к фосфатным группам и активным центрам в АДФ и АТФ (Sr, Zr).
5. Замещение жизненно важных ионов (Pb, Sr).

Кратко назовем основные нарушения в растениях при избытке тяжелых металлов в почве (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Орлов, Безуглова, 2000). При избытке меди наблюдаются хлорозы, повреждение тканей, вытянутость клеток корня; изменяется проницаемость мембран, что вызывает потерю ими ионов и растворенных веществ. На клеточном уровне происходит переокисление липидов в мембранах хлоропластов и ингибирование переноса электронов при фотосинтезе. При избытке марганца проявляется хлороз и некроз старых листьев, их засыхание. Корни становятся чахлыми, в тканях снижается содержание железа. Избыток цинка задерживает рост растений, корни повреждаются и становятся похожими на колючую проволоку; наблюдается хлороз и некроз концов листьев и между жилками, угнетаются процессы окисления. При избытке кадмия скручиваются листья, недоразвиваются корни, жилки и черешки становятся красноватыми; тормозятся процессы фотосинтеза (подавляется образование антоциана и других пигментов), транспирации, фиксации CO_2 ; изменяется проницаемость мембран. Избыток кобальта вызывает междужилковый хлороз молодых листьев, их края и кончики становятся белыми; корни приобретают уродливые формы; подавляется митоз, повреждаются хромосомы и эндоплазматический ретикулум. Большие количества хрома и молибдена вызывают увядание надземной части, затрудняется рост корней, проявляется хлороз

молодых листьев, они желтеют или коричневеют. При избытке никеля ослабляется рост, листья становятся серо-зелеными, наблюдается междужилковый хлороз, корни буреют и чахнут. Подавляется фотосинтез и транспирация. Избыток ванадия вызывает хлороз, ослабляются темпы роста. При избытке свинца возможно торможение метаболизма, ингибирование дыхания и фотосинтеза, изменяется эластичность и пластичность клеточных стенок; листья чахнут и скручиваются, а также характерны бурые и короткие корни.

При воздействии высоких концентраций никеля на томаты резко снижается урожай сухой массы. Это связано с уменьшением абсорбции и аккумуляции минеральных элементов питания. В растениях существенно повышается содержание азота, поглощение К и снижается поступление Na, Mg, Fe, Mn, Cu, Zn (Palacios, 1998).

У растений имеется ряд механизмов, обеспечивающих их устойчивость к загрязнению тяжелыми металлами:

1. Избирательное поглощение ионов: проницаемость клеток для определенных элементов снижается (Ильин, 1991).
2. Адсорбционные процессы, которые реализуются на клеточных мембрanaх эпидермы всасывающих корней, в специфических тканях типа узлов стеблей у злаков и других семейств, в проводящей системе у древесных и кустарниковых растений, внутри отдельных клеток и, вероятно, на внутриклеточных мембрanaх и в биомолекулах (Ковалевский, 1991).

В соответствии с одной из гипотез основная роль в выработке устойчивости принадлежит связыванию металлов клеточными стенками в корнях. Они могут содержать 70-90 % всего поступившего кадмия и цинка. Возможно, что определенное значение при этом имеет изменение углеводного состава

клеточных стенок, которые в таком случае являются селективным барьером на пути включения металла в активные процессы метаболизма. Согласно другому предположению основная роль в выработке устойчивости принадлежит компартментации и накоплению металлов в вакуолях клеток корней. Как отмечает А. Брукс (1982), у колоска душистого и щучки дернистой цинк накапливается в клетках корней. Проникающий в цитоплазму цинк связывается яблочной кислотой в хелатный комплекс и транспортируется в вакуоль, где накапливается в неактивной форме в составе оксалата. Было высказано предположение, что диктиосомы осуществляют функцию выведения и кристаллизации токсических веществ (Нестерова, 1989).

3. Другая важная группа процессов, обеспечивающих устойчивость растений, – процессы самоочистки физиологически активных тканей от избытка химических элементов. Типичные самоочистители – репродуктивные и фотосинтезирующие органы (цветки, плоды, семена, листья, побеги), камбий.
4. Перевод физиологически активных форм металлов, находящихся в клетках и межклеточных растворах, в физиологически неактивные формы твердой фазы – болиты (Ковалевский, 1991). Обнаружено, что устойчивость растений к металлам увеличивается вследствие выработки дополнительных, комплексирующих их соединений, таких как локализованные в цитоплазме корней пептиды или низкомолекулярные белки, богатые цистеином (Нестерова, 1989).
5. Испарение воды через кору деревьев, а в травянистых растениях – с корневыми выделениями, в процессе дыхания и

транспирации функционирует экзоцитоз – выделение через клеточные оболочки твердых минеральных частиц (Ковалевский, 1991).

Защита у растений имеет одно и то же назначение – не допустить или ослабить денатурирующее действие тяжелых металлов на метаболически важные белки, поэтому существует ряд защитных механизмов на ферментативном уровне: альтернативные метаболические реакции, увеличение потребности ферментативных систем в ионах металлов, выработка металлоустойчивых ферментов; повышение концентрации металлов, которые противодействуют ингибитору; повышение концентрации ингибирующего фермента; образование изоферментов с меньшим сродством к ингибитору или повышенным относительным сродством к субстрату.

6.2. Содержание микроэлементов в растительности зоны солеотвалов

Известно, что химический состав живых организмов зависит от систематического (биологические особенности вида) и ландшафтно-геохимического факторов. Ландшафтно-геохимический фактор – это уровень содержания элементов в окружающей среде, прежде всего в почве. Как правило, этот фактор является определяющим в районах расположения рудных месторождений и в техногенных аномалиях.

Микроэлементный состав растительности был изучен у 18 видов травяных растений, адаптированных к почвенным условиям зоны солеотвалов: лебеда красивоплодная (*Atriplex calotheca*), клоповник широколистный (*Lepidium latifolium*), льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris*), душистый колосок

обыкновенный (*Anthoxanthum odoratum*), нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*), горец птичий (*Polygonum aviculare*), марь сизая (*Chenopodium glaucum*), лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*), мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara*), мятылик луговой (*Poa pratensis*), бодяк полевой (*Cirsium arvense*), чертополох курчавый (*Carduus crispus*), лебеда поникшая (*Atriplex patula*), молокан татарский (*Lactuca tatarica*), ястребинка (*Hieracium sp.*), донник белый (*Melilotus albus*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), чина луговая (*Lathyrus pratensis*).

Уровень содержания тяжелых металлов у разных видов растений варьировал в широких пределах. Так, количество Cd у мари сизой составляет 0,02 мг/кг сухой массы, а у молокана татарского на порядок выше – 0,39 мг/кг сухой массы; Zn – 31 и 13 мг/кг сухой массы соответственно указанным видам. Следовательно, произрастаая в одних почвенно-геохимических условиях, растения значительно отличались накоплением тяжелых металлов, что обусловлено их биологическими особенностями, наличием физиологических барьеров защиты, регулирующих поступление элементов в органы растений.

Сравнение полученных данных с химическим составом растительности суши (Добровольский, 2003) показало, что из 18 видов растений более половины характеризовались повышенным содержанием Ba, Cd, Ni, Cr, Cu, Zn и Li. Во всех растениях уровень накопления Cr превысил среднее содержание в растительности суши (Добровольский, 2003), возможно, из-за повышенной подвижности этого анионогенного элемента в щелочной почвенной среде. Напротив, количество Sr и Mn было в несколько раз ниже кларков из-за их низкой подвижности в щелочной среде.

Накопление остальных элементов регулируется сочетанием геохимического и систематического факторов. Повышенное накопление Ni, Cu, Cd, Zn могло проявиться у растений, не имеющих физиологических механизмов защиты от этих элементов-загрязнителей. Растения с барьерными механизмами успешнее защищены от избытка металлов, например, лисохвост луговой содержит Ni всего 1 мг/кг сухой массы, хотя лебеда поникшая в этих же условиях накапливает Ni до 27 мг/кг сухой массы.

Уровень содержания тяжелых металлов в растениях у солеотвалов оценили также путем сравнения с концентрациями, превышающими физиологически нормальный уровень. У С. Мэлстэда (цит. по: Ильин, 1991) такие концентрации названы предположительно максимальными. Считается, что такие концентрации еще не оказывают или оказывают незначительное отрицательное воздействие на растительные организмы.

Содержание Cr и Ni у большинства исследуемых растений больше максимальных концентраций по С. Мэлстэду. Таким образом, количество этих элементов не только превышает среднее содержание в растительности суши, но и выше установленных максимальных уровней их содержания в растениях. Поскольку по многим тяжелым металлам Пермское Прикамье характеризуется повышенным почвенно-геохимическим фоном (Еремченко, Москвина, 2005), растения обладают наследственной устойчивостью, которая помогает им адаптироваться к ТПО зоны солеотвалов.

Показателем избирательного поглощения тяжелых металлов растениями относительно почвы служит коэффициент биологического поглощения (КБП), который сопоставляется

содержание элемента в золе организма с содержанием в почвенной среде.

Все виды растений концентрировали Zn относительно почвенной среды, КБП у разных видов составил от 1,1 до 8,9 (табл. 28). Избирательное накопление Zn связано, по-видимому, с биогенностью этого элемента. Нивяник обыкновенный (отличался накоплением Ba, Cu, Ni; горец птичий и мать-и-мачеха – Cr, Ni; чертополох курчавый – Cu, Li; лебеда поникшая – Ni; ястребинка – Ba; вейник наземный и чина луговая – Ba, Cr, Cu. По А.И. Перельману (1989), Ba, Cu, Ni – это элементы с коэффициентом биологического поглощения от 1 до 0,1; Li и Cr – элементы слабого и очень слабого биологического захвата, КБП = 0,1–0,001. Усиленное накопление металлов, вероятно, связано с несбалансированным минеральным питанием растений, произрастающих на ТПО, засоленных хлоридами натрия.

Таким образом, не смотря на то что основным экологическим фактором, действующим на растения в зоне солеотвалов, являются засоление и ощелачивание почвенной среды, в ТПО формируется относительно повышенное содержание целого ряда тяжелых металлов. Высокое содержание элементов - загрязнителей в корнеобитаемых слоях по-разному проявляется в химическом составе растений.

Отдельные виды благодаря барьерным механизмам не накапливают тяжелые металлы, другие являются их концентраторами. Данные физиологические особенности растений к концентрации тяжелых металлов следует учитывать при сборе лекарственного сырья в регионе.

Существуют механизмы избирательного накопления тяжелых металлов в органах растений. Установлено, что Ni, Cd, Cs, Rb легко поглощаются корнями, а Ti, Cr, Zr, Pb, Sc, Bi, Ga –

слабо доступны. Mn, Zn, Cd, Mo легко перемещаются из корней в верхнюю часть растения, а Cr, Zr и Pb накапливаются в корнях (Bockman, Kongshaug, 1992). Дифференцированное накопление тяжелых металлов и барьерная функция корневой системы проростков кукурузы показано в работах И.В. Серегина, В.Б. Иванова (1997), И.В. Серегина, А.Д. Кожевниковой (2003).

Гистохимические исследования молокана и мать-и-мачехи из зоны солеотвалов, выдержанных в растворах солей никеля и свинца, подтвердили избирательность поглощения.

Отложения Pb в основном приурочены к клеткам ризодермы - основном барьере на пути поглощения ионов корневой системой, а также коре и эндодерме. Эндодерма служит физиологическим барьером для поступления свинца в центральные ткани корня, проводящие ткани и далее – в наземные органы. Клеточные стенки корня концентрировали больше Pb, чем цитоплазма и ядра (табл. 29).

Транспорт Ni отличается от транспорта Pb. Ni локализовался не только в ризодерме, коре и эндодерме, но и в сердцевине корневища мать-и-мачехи (табл. 30). Он был обнаружен в протопластах и в межклетниках клеток коры. Это говорит о том, что для никеля менее выражены физиологические барьеры в эндодерме – на тканевом и в плазмалемме – на клеточном уровне.

Молокан татарский, в отличие от мать-и-мачехи, имеет более выраженную барьерную функцию корневой системы в отношении исследуемых элементов.

Таблица 28

**Коэффициенты биологического поглощения у растений,
произрастающих в зоне воздействия солеотвалов**

Вид	Коэффициент биологического поглощения						
	Ba	Cr	Cu	Mn	Ni	Zn	Sr
ник наземный	1,95	5,54	1,72	0,33	-	8,86	0,15
ец птичий	0,87	3,62	0,99	0,20	1,24	4,76	0,30
ник белый	0,95	0,85	0,94	0,08	-	1,12	0,18
оловник широколистный	0,31	0,81	0,68	0,11	0,42	1,83	0,20
еда поникшая	0,09	0,24	0,54	0,16	2,80	2,24	0,09
орь сизая	0,28	0,54	0,44	0,10	-	1,87	0,13
ть-и-мачеха обыкновенная	0,62	1,03	0,57	0,14	1,23	2,02	0,28
локан татарский	0,56	0,29	0,77	0,05	-	1,09	0,32
язник обыкновенный	1,79	0,80	1,29	0,59	2,47	5,80	0,63
тополох курчавый	0,95	0,75	1,69	0,20	0,34	3,27	0,65
на луговая	1,27	1,15	2,05	0,37	-	5,58	0,84
ребинка	1,05	0,57	0,77	0,14	-	1,77	0,21

Таблица 29

Распределение Pb в тканях молокана и мать-и-мачехи

Вид	Кон-цент-рация рас-твора, М	Вре-мя, ч	Ткань					
			Ризо-дерма	Наруж-ная кора	Внут-ренняя кора	Эндо-дерма	Пери-цикл	Про-водя-щие пучки
Молокан татар-ский	10^{-4}	24	+/-	-	-	-	-	-
		48	++	+	+	+\\-	-	-
		192	++	++	++	++	+/-	-
	10^{-3}	24	+	-	-	-	-	-
		48	+++	+/-	-	-	-	-
		192	+++	+	+/-	-	-	-
Мать-и-мачеха	10^{-4}	24	+	+/-	-	-	-	-
		48	+++	++	+	++	+/-	-
		192	+++	++	++	++	+/-	+/-
	10^{-3}	24	++	+	+	-	-	-
		48	+++	++	++	++	+	+/-
		192	+++	+++	++	++	+	+/-

Примечание. (+/-) – (++++) – степень окрашивания от очень слабого до очень интенсивного.

Таблица 30

Распределение Ni в тканях молокана и мать-и-мачехи

Вид	Концентрация раствора, М	Время, ч	Ткань				
			Ризодерма	Наружная кора	Внутренняя кора	Энодерма	Перицикл
Молокан татарский	10^{-4}	24	+	+/-	-	-	-
		48	+++	+	+/-	-	-
		192	++	+	-	-	-
	10^{-3}	24	+	+/-	-	-	-
		48	+++	++	+	+	-
		192	+++	++	++	++	-
Мать-и-мачеха	10^{-4}	24	++	+/-	-	-	-
		48	++	+/-	+/-	-	-
		192	+++	++	+	+	-
	10^{-3}	24	+++	++	++	++	+
		48	++++	+++	+++	+++	+
		192	++++	++++	+++	+	+

Примечание. (+/-) – (++++) – степень окрашивания от очень слабого до очень интенсивного.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В зоне воздействия солеотвалов г. Соликамска и г. Березники сформировались техногенные поверхностные образования, отнесенные согласно новой систематике (Классификация и диагностика почв России, 2004) к группе «натурфабрикаты», подгруппам «абралиты», «литостраты», «органостраты» и «органолитостраты». Особенности ТПО обусловлены сочетанием свойств органических и минеральных субстратов (торф, супесчаные и суглинистые породы) и приобретенных признаков, связанных с техногенным загрязнением.

Характерными свойствами ТПО, сформированными под влиянием отходов производства, являются хлоридно-натриевое засоление (сумма солей в корнеобитаемых слоях местами достигает 3,7 %), щелочность (до 8,8 рН), солонцеватость (по обменному натрию), повышенное содержание тяжелых металлов (Cu, Ni, Ba, Pb, V, Mn, Co, Sr в 1,2-2,5 раза больше, чем в дерново-подзолистой почве). ТПО отличаются высоким содержанием подвижного калия и низким содержанием подвижных фосфатов.

Зона устойчивого высокого засоления корнеобитаемых слоев ТПО образовалась на участках постоянного поступления поверхностных и грунтовых соленых вод от солеотвалов. Признаки техногенного засоления и подщелачивания ТПО прослежены на протяжении нескольких десятков метров от солеотвалов.

Растительные сообщества в зонах устойчивого засоления характеризовались низким проективным покрытием (10-30 %) и видовым разнообразием. Доминировали молокан татарский

(*Lactuca tatarica*), марь сизая (*Chenopodium glaucum*), бескильница расставленная (*Puccinellia distans*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), одуванчик (*Taraxacum* sp.), мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara*). Кроме того, встречались злаки (*Agropyron repens*, *Bromus inermis*, *Poa pratensis*), другие маревые (*Atriplex calotheca*, *A. patula*), представители разнотравья (*Artemisia vulgaris*, *Leucanthemum vulgare*, *Melilotus albus*, *Polygonum aviculare*). Зоны неустойчивого засоления заняты рудеральными сообществами с преобладанием многолетних злаков (*Calamagrostis epigeios*, *Bromus inermis*, *Agropyron repens*, *Phleum pratense*) и элементами разнотравья (*Lathyrus pratensis*, *Leucanthemum vulgare*, *Melilotus albus*, *Trifolium repens* и др.).

Растения, произрастающие возле солеотвалов, накапливали значительное количество свободных ионов Na^+ (до 2-3 % сухой массы) и особенно свободных ионов Cl^- (до 3-5 %). Растения с повышенной солеустойчивостью (молокан татарский, марь сизая, одуванчик, мать-и-мачеха) характеризовались наибольшим содержанием солей и одновременно преимущественной аккумуляцией свободных ионов Cl^- и Na^+ в листьях. Бескильница расставленная проявила соленепроницаемость, накапливая в небольшом количестве свободные ионы Cl^- . Растения с невысокой солеустойчивостью (донники белый и желтый, клевер ползучий, нивяник обыкновенный, горец птичий, полынь обыкновенная) отличались ограниченной аккумуляцией ионов солей и локализацией ионов Na^+ в подземных органах.

У адаптированных к засолению растений проявилось избирательное накопление ионов K^+ , количество которых достигало уровня содержания ионов Na^+ и Cl^- . У молокана татарского, бескильницы расставленной, мать-и-мачехи и горца птичьего содержание калия возрастало с усилением действия

засоляющего фактора. При высокой степени засоления корнеобитаемого слоя и высокой щелочности ТПО отмечалось ухудшение показателей минерального питания растений; в надземных органах и корнях растений наблюдали снижение содержания кальция, фосфора, магния и серы.

При адаптации к техногенному засолению происходило накопление низкомолекулярных органических соединений в органах растений; в зоне устойчивого засоления у растений повышалось количество пролина и моносахаров по сравнению с зоной неустойчивого засоления. Содержание этих осмопротекторов выше у растений с относительно пониженной солеустойчивостью, чем у солеустойчивых видов.

В зоне устойчивого засоления отмечена повышенная каталазная и редуцирующая активность в листьях растений, одновременно возрастало содержание аскорбиновой кислоты и глутатиона по сравнению с растениями из зоны неустойчивого засоления.

Растения из зоны воздействия солеотвалов по-разному накапливали тяжелые металлы, количество которых в надземных органах колебалось в значительных пределах. Из 18 видов растений более половины видов характеризовались повышенным содержанием Ba, Cd, Ni, Cr, Cu, Zn и Li, что обусловлено, по-видимому, не только техногенным загрязнением, но и с несбалансированностью минерального питания у растений, произрастающих в условиях засоленной и щелочной почвенной среды.

Модельные опыты с растениями из зоны солеотвалов показали избирательный характер поглощения металлов; эндодерма корневой системы служит физиологическим барьером, препятствующим поступлению Pb в жизненно важные части

растений; Pb накапливался в клеточных стенках корней молокана татарского и мать-и-мачехи; Ni слабее задерживался физиологическими барьерами тканевого и клеточного уровня корня растений. Молокан татарский отличался более выраженными барьерными механизмами в отношении тяжелых металлов по сравнению с мать-и-мачехой обыкновенной.

Полученные результаты могут служить основой для мониторинга состояния ландшафтов зоны солеотвалов. Низкое проективное покрытие и доминирование солеустойчивой растительности свидетельствуют о высоком засолении ТПО. В этом случае для устранения техногенного засоления требуется совершенствование системы водостоков, препятствующей разливу соленых вод. При успешной локализации соленых вод в зоне воздействия солеотвалов синантропная растительность формирует сомкнутый растительный покров.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л.М., Миркин Б.М. Эволюция растительности на стыке тысячелетий // Теоретические проблемы экологии и эволюции: Любищевские чтения. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 2000. С. 15-23.

Аверьянов А.А. Активные формы кислорода и иммунитет растений // Успехи современной биологии. 1991. Т. 111, №5. С. 722-737.

Аверьянов А.А., Лапикова В.П. Взаимодействие сахаров с гидроксильным радикалом в связи с фунгитоксичностью выделений листьев // Биохимия. 1989. Т. 54, вып. 10. С. 1646-1651.

Агротехнические методы исследования почв. М.: Наука, 1975. 656 с.

Андреева О.В. Картографическая оценка опустынивания и деградации почвенного покрова Российской Федерации (на примере обзорных карт): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 25 с.

Анищенко И.Е. Использование дедуктивного метода для классификации растительности городов Башкирии // Биологические науки. 1991. № 11. С. 87-91.

Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 487 с.

Ахиярова Г.Р., Сабиржанова И.Б., Веселов Д.С., Фрике В. Участие гормонов в возобновлении роста побегов пшеницы при кратковременном засолении NaCl // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 6. С. 891-896.

Ахмад П., Джамил К.Н., Шарма С. Влияние солевого стресса на систему антиоксидантной защиты, перекисное окисление липидов, ферменты метаболизма пролина и биохимическую активность у двух генотипов шелковицы // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 4. С. 547-555.

Базилевич Н.И., Родин Л. Е. Динамика органического вещества и биологический круговорот азота и зольных элементов

в основных типах растительности земного шара. М., Л.: Наука, 1965.

Базилевич Н.И., Манукян Р.Р., Градусов Б.Н. и др. Изменение илистой фракции при химической мелиорации // Почвоведение. 1977. № 5. С. 14-22.

Балнокин Ю.В., Мясоедов Н.А., Бабурина О.К., Вухтер В.В. Содержание натрия, калия, серы и пролина в тканях галофитов при разных условиях почвенного засоления на территории бывшего дна Аральского моря // Проблемы освоения пустынь. 1991. № 2. С. 70-78.

Балнокин Ю.В., Мясоедов Н.А., Шамсутдинов З.Ш., Шамсутдинов Н.З. Роль Na^+ и K^+ в поддержании оводненности тканей органов галофитов Сем. *Cepopodiaceae* разных экологических групп // Физиология растений. 2005. Т. 52, вып. 6. С. 882-890.

Биогеохимический круговорот веществ в биосфере. М.: Наука, 1987. С. 5-7, 60-64.

Блехман Р.М., Шеламова Н.А. Синтез и распад макромолекул в условиях стресса // Успехи современной биологии. 1992. Т. 112, № 2. С. 281-297.

Бойко Лар.А. Физиология корневой системы в условиях засоления. Л.: Наука, 1969. 93 с.

Бойко Лар.А. Солевой обмен растений. Пермь, 1981. 80 с.

Бойко Лар.А., Скурихина Т.Л., Лямин А.Р. О некоторых особенностях накопления ионов солей у галофитов, различающихся регуляцией солевого обмена // Вопросы экологической физиологии растений. Пермь, 1982. С. 17-20.

Борисевич Д.В. Рельеф и геологическое строение // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 19-70.

Брукс Р.Р. Загрязнение микроэлементами // Химия окружающей среды. М.: Химия, 1982. С. 371-414.

Вакар Б.А. Определитель растений Урала. Свердловск: Среднеуральское книжное изд-во, 1964. 415 с.

Вальков В.Ф., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Почвоведение: Учебник. М.: ИКЦ “МарТ”, Ростов н/Д: Изд. центр “МарТ”, 2004. 496 с.

- Василевская В.Д., Калишева О.В., Копчик Г.Н.*
Устойчивость почв ближнего Подмосковья к антропогенным воздействиям // Вестник МГУ. Сер.17. 1997. № 3. С. 3-6, 49.
- Вахмистров Д.П.* Возможные пути радикального транспорта ионов в корнях растений // Агрохимия. 1971. № 9. С. 138-152.
- Вахмистров Д.П.* Пространственная организация ионного транспорта в корне. М.: Наука, 1991. 47 с.
- Веселов Д.С., Маркова И. В., Кудоярова Г. Р.* Реакция растений на засоление и формирование устойчивости // Успехи совр. биологии. 2007. Т. 127, вып. 5. С. 482-493.
- Виноградов А.П.* Геохимия редких и рассеянных химических элементов в почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 253 с.
- Виноградов А.П.:* Средние содержания химических элементов в главных типах изверженных горных пород земной коры // Геохимия. 1962. № 7. С. 555-571.
- Владимиров А.В.* Физиологические основы применения азотистых и калийных удобрений. М.: Сельхозгиз, 1948.
- Водолазский Д.В.* Эволюция дерново-подзолистых почв при их взаимодействии с сернокислыми стоками // Тезисы докладов III съезда Докучаевского общества почвоведов. М.: Изд-во РАСХН, 2000. С. 20-21.
- Войников В.К.* Стressовые белки растений при действии высокой и низкой температуры // Стressовые белки растений. Новосибирск: Наука, 1989. С. 5-20.
- Волобуев В.Р.* Эколо-генетический анализ почвенного покрова Азербайджана. Баку, 1962. 70 с.
- Володин В.М.* Минералогический состав и свойства солонцов каштановой зоны Северного Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1971. 27 с.
- Володько И.К.* Микроэлементы и устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды. М.: Наука, 1983. 192 с.
- Гаммерман А.Ф., Гром И.И.* Дикорастущие лекарственные растения СССР. М.: Медицина, 1976. 288 с.

Ганиев Х.И., Рамазанов Р.Я., Ситдиков Р.Н. Влияние загрязнения нефтепромысловыми сточными водами (НСВ) на агрофизические свойства почв Приуралья // Тезисы докладов 3 съезда Докучаевского общества почвоведов. М.: Изд-во РАСХН, 2000. С. 223.

Гедройц К.К. Учение о поглотительной способности почв. М.: Сельхозгиз, 1932. С. 88-107.

Гейны С., Копецки К., Кропач З. Антропогенная растительность – как оценить ее роль // Наука и человечество. М., 1987. С. 115-123.

Генкель П.А. Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 84 с.

Геоморфологическое районирование СССР и прилегающих морей: Учебное пособие. М.: Высшая школа, 1980. 530 с.

Герасимова М.И., Стroganova M.H., Можарова Н.В., Прокофьева Т.В. Антропогенные почвы: генезис, география, рекультивация. Смоленск: Ойкумена, 2003. 268 с.

Глаголева Т.А., Вознесенская Е.В., Кольчевский Г.К. и др. Структурно-функциональная характеристика галофитов Арааратской долины // Физиология растений. 1990. Т. 37, вып. 6. С. 1081-1087.

Глазовская М.А. Принципы классификации почв по опасности их загрязнения тяжелыми металлами // Биологические науки. 1989. № 9. С. 38-48.

Горчаковский П.Л. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург, 1999. 156 с.

Горчаковский П.Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Ботанический журнал. 1979. Т. 64, № 12. С. 1697-1713.

Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С. Дикорастущие полезные растения. М.: Изд-во МГУ, 1987. 160 с.

Добровольский В.В. Основы биогеохимии: Учебное пособие. М.: Высшая школа, 2003. 413 с.

Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Сохранение почв как незаменимого компонента биосфера: Функционально-экологический подход. М.: Наука, 2000. 185 с.

Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Функции почв в биосфере и экосистемах. М.: Наука, 1990. 258 с.

Евдокимов В.М. О механизме приспособления растений к засолению почвы // Вопросы солеустойчивости растений. Ташкент: Изд-во ФАН УзССР, 1973. С. 232-237.

Еремченко О.З., Москвина Н.В. Свойства почв и техногенных поверхностных образований в районах многоэтажной застройки г. Пермь // Почвоведение. 2005. № 7. С. 782-789.

Еремченко О.З., Орлова Н.В., Кайгородов Р.В. Динамика процессов восстановления залежных солонцовых экосистем Южного Зауралья // Экология. 2004. № 2. С. 99 – 106.

Жариков С.Н. Техногенное засоление песчаных почв // Тезисы докладов III съезда Докучаевского общества почвоведов. М.: Изд-во РАСХН, 2000. С. 40-41.

Жуковская Н.В. Фосфорный обмен растений в условиях засоления: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д, 1963. 19 с.

Захарин А.А. О некоторых особенностях солевого обмена гликофитов при засолении среды // Агрохимия. 1980. Вып. 8. С. 139-152.

Захарин А.А. Особенности водно-солевого обмена растений при солевом стрессе // Агрохимия. 1990. № 8. С. 69-79.

Зенков Н.К., Ланкин В.З., Меньшикова Е.Б. Окислительный стресс. Биохимические и патофизиологические аспекты. М.: Наука. 2001. 343 с.

Зырин Н.Г. Химия почв и контроль загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами и халькофилами // Тезисы докладов делегатов VI Съезда Всесоюзного общества почвоведов. Тбилиси, 1981. Кн. 2. С. 95-96.

Иванов Ю.В., Карташов А.В., Радюкина Н.Л., Шевякова Н.И. Функционирование NaCl индуцированной

защитной системы в растениях галофитного и гликофитного типов // Биология – наука XXI века: Тезисы 10-й Пущинской школы-конференции молодых ученых. Пущино, 2006. С. 75-76.

Игнатьюк Е.В. Изменения в метаболизме фосфора растений при засолении почв // Экология: проблемы и пути решения: Материалы III Всероссийской научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых. Пермь, 1995. С. 16-17.

Ильин В.Б. Биогеохимия и агрохимия микроэлементов в южной части Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1973. С. 115-147.

Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва – растение. Новосибирск, 1991. С. 5-41.

Ишбирдина Л.М. Опыт использования метода дедуктивной классификации в исследовании растительности г. Уфы // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1990. С. 37.

Кабанов В.В. Основы солеустойчивости растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1975.

Кабата-Пендрас А., Пендрас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. С. 93-366.

Карпачевский Л.О. Экологическое почвоведение. М.: Изд-во МГУ, 1993. 184 с.

Карпец Ю.В. Колупаев Ю.Е. Ответ растений на гипертермию: молекулярно-клеточные аспекты // Вестник Харьковского нац. аграрного ун-та. Сер. Биология. 2009. Вып. 1. С. 19-38.

Карташов А.В., Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В. и др. Роль систем антиоксидантной защиты при адаптации дикорастущих видов растений к солевому стрессу // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 4. С. 516-522.

Кения М.В., Лукаш А.И., Гуськов Е.П. Роль низкомолекулярных антиоксидантов при окислительном стрессе // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113. С. 156-470.

Киселева Л.И. Влияние солонцовых почв на физиологические процессы у яровой пшеницы // Известия АН КазССР. Сер. Ботаника и почвоведение. 1959. Вып. 1 (4). С. 46-48.

Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1978. 368 с.

Классификация и диагностика почв России. М.: Ойкумена, 2004. 341 с.

Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 223 с.

Ковалевский А.Л. Биогеохимия растений. Новосибирск: Наука, 1991. С. 18-48.

Ковда В.А. Влияние засоленности почв на качество хлопкового волокна // Сельское хозяйство Узбекистана. 1940. № 7-8. С. 36-43.

Ковда В.А. Исследования влияния солей на зональный состав хлопчатника // Известия АН Туркменской ССР. 1949. № 3. С. 72-76.

Ковда В.А. Основы учения о почвах. Общая теория почвообразования. М., 1973. Кн. 1. 447 с. Кн. 2. 468 с.

Ковда В.А. Происхождение и режим засоленных почв. М.: Изд-во АН СССР, 1946. Ч.1. 573с.

Ковда В.А. Происхождение и режим засоленных почв. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. Ч.2. 358 с.

Ковда В.А., Мамаева Л.Я. Пределы токсичности солей в почвах Пахта-Арал (Голодная степь) для люцерны и хлопчатника // Почвоведение. 1939. № 4. С. 14-19.

Козловская Н.В. Трансформация почвы и травяного покрова под влиянием пластовых минерализованных вод при нефтедобыче в условиях Удмуртии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2001. 20 с.

Колупаева Ю.Е., Трунова Т.И. Особенности метаболизма и защитные функции углеводов растений в условиях стрессов // Физиология и биохимия культурных растений. 1992. Т. 24, вып. 6. С. 523-530.

Колупаева Ю.Е., Трунова Т.И. Активность инвертазы и содержание углеводов в колеоптилях при гипертермическом и

солевом стрессах // Физиология растений. 1994. Т. 41, вып. 4. С. 552-557.

Комизерко Е.И. Действие NaCl и Na₂SO₄ на рост тканей растений разных экологических групп в культуре *in vitro* // Физиология растений. 1969. Т. 16, № 4. С. 632-638.

Комплексная программа химизации народного хозяйства СССР на период до 2000 года. М.: Политиздат, 1985. 32 с.

Конспект флоры Троицкого лесостепного заповедника. Пермь: Изд-во Перм. гос. ун-та, 1999. 52 с.

Конькова Б.С. Агротехнические меры борьбы с засолением почв. Ташкент: Госиздат УзСССР, 1948.

Коротаев Н.Я. Почвы Пермской области. Пермь, 1962. 277 с.

Костылев А.В. Синтаксономия рудеральной растительности правобережного Причерноморья Украины // 7-е Всесоюзное совещание по классификации растительности: Тезисы докладов. Минск, 1989. С. 54-55.

Креславский В.Д., Лось Д.А., Аллахвердиев С. И., Кузнецов Вл.В. Сигнальная роль активных форм O₂ при стрессе у растений // Физиология растений. 2012. Т. 59, вып. 2. С. 163-178.

Кретович В.Л. Обмен азота в растениях. М.: Наука, 1972. 403 с.

Кудряшов А.И. Верхнекамское месторождение солей. Пермь: ГИ УрО РАН, 2001. 429 с.

Кузнецов Вл.В., Дмитриева Т.А. Физиология растений. М.: Высш. шк., 2005. 736 с.

Кузнецов Вл.В., Кимпел Дж., Гокджиян Д., Ки Дж. Элементы неспецифичности реакции генома растений при холодовом и тепловом стрессе // Физиология растений. 1987. Т. 34. С. 859-868.

Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 2. С. 321-336.

Кулинский В.И., Колесниченко Л.С. Биологическая роль глутатиона // Успехи современной биологии. 1990. Т. 110. С. 20-23.

Курганова Л.Н., Веселов А.П., Гончарова Т.А., Синицина Ю.В. Перекисное окисление липидов и антиоксидантная система защиты в хлоропластах гороха при тепловом шоке // Физиология растений. 1997. Т. 44, №5. С. 725-730.

Курганова Л.Н., Веселов А.П., Синицина Ю.В., Еликова Е.А. Продукты перекисного окисления липидов как возможные посредники между воздействием повышенной температуры и развитии стресс-реакции у растений // Физиология растений. 1999. Т. № 2. С. 218 – 222.

Лапина Л.П., Строгонов Б.П. Локализация солей в клетках в связи с приспособлением растений к условиям засоления // Успехи современной биологии. 1979. № 4. С. 93-100.

Липкинд И.М. Новый метод полевого определения потребности хлопчатника в азотном удобрении // Советский хлопок. 1939. № 7. С. 29-31.

Ложкина Н.Н., Удовенко Г.В. Влияние калия и хлора на поглощение фосфора и фосфорный обмен в растениях кукурузы // ДАН СССР. 1965. Т. 9, № 6. С. 236-238.

Макарова Е.Н. Физиология корневого питания растений. М., 1989. 104 с.

Мартин Ю., Тамм Х., Пярн П. и др. Изучение антропотерантности растительности в Эстонской ССР // Интродукция растений в ботанических садах Прибалтики. Рига, 1974. С. 233-258.

Матухин Г.Р., Жуковская Н.В. Поступление Р³² в растения и активность в них АТФ-азы в зависимости от типа засоления почвы // Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. М.: Изд-во АН СССР, 1964.

Меньшикова Е.Б., Зенков Н.К. Антиоксиданты и ингибиторы радикальных окислительных процессов // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113, вып. 4. С. 442-455.

Мерзляк М.Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки // Итоги науки и техники. Сер. Физиология растений. Т. 6. М.: ВИНИТИ, 1989. 168 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.М. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

Миркин Б.М., Хазиев Ф.Х., Хазиахметов Р.М.,
Бахтизин Н.Р. Экологический императив сельского хозяйства Республики Башкортостан. Уфа, 1999. 176 с.

Миттова В.О., Игамбердиев А.У. Влияние солевого стресса на дыхательный метаболизм высших растений // Известия АН. Сер. биологическая. 2000. №3. С. 322-328.

Можейко А.М. О некоторых особенностях корневого питания растений катионами на солонцах Среднего Приднепровья // Научные труды Харьковского сельскохозяйственного института. Харьков, 1963. Т. 42. С. 264-266.

Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л.: Гидрометиздат, 1987. Вып.4. С.2-33, 331-339.

Мусиенко Н.Н., Тернавский А.И. Корневое питание растений. Киев: Высшая школа, 1989. 203 с.

Мякина Н.Б., Аринушкина Е.В. Методическое пособие для чтения результатов химических анализов почв. М.: Изд-во МГУ, 1979. 62 с.

Нестерова А.Н. Действие тяжелых металлов на корни растений: поступление, локализация и механизмы устойчивости растений // Биологические науки. 1989. № 9. С. 72-86.

Новикова А.Ф., Личманов Б.В., Личманова А.И. Изменение водно-физических свойств и водного режима солонцов при мелиорации // Мелиорация солонцов. М., 1972. Ч. 2. С. 311-322.

Обухов А.И. Теория и практика рекультивации почв, загрязненных тяжелыми металлами // Тезисы докладов VII Всесоюзного съезда почвоведов. Новосибирск: Наука, 1989. Кн. 1. С. 209.

Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. гос. ун-та, 1997. 252 с.

Овчаренко М.М., Бабкин В.В., Кирпичников Н.А. Факторы почвенного плодородия и загрязнения продукции тяжелыми металлами // Химия в сельском хозяйстве, 1998. № 3. С. 31-34.

Оленев А.М., Горчаковский П.Л. Природа // Российская Федерация: Урал. М., 1969. С. 19-70.

Орлов Д.С. Микроэлементы в почвах и живых организмах // Соросовский образовательный журнал. 1998. № 1. С. 61-68.

Орлов Д.С., Безуглова О.С. Биогеохимия. Ростов н/Д: Феникс, 2000. С. 120-137, 230-266.

Пак К.П., Келерман В.В. Современное состояние и перспективы изучения генезиса и мелиорации солонцов // Мелиорация солонцов. М., 1967. С. 1-13.

Палладина Т.А. Роль протонных насосов плазмалеммы и тонопласта в устойчивости растений к солевому стрессу // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119. № 5. С. 451-461.

Палов М. Энциклопедия лекарственных растений. М.: Мир, 1998. 467 с.

Перельман А.И. Геохимия ландшафтов. М.: Высшая школа, 1975. 341 с.

Перельман А.И. Геохимия. М.: Высшая школа, 1989. 527 с.

Пермская область. Пермь: Перм. кн. изд-во, 1959. С. 19-29.

Пермская область: история промышленного, хозяйственного и культурного развития. Пермь: Агентство "Стиль-МГ", 2000. 280 с.

Пермская область: отрасли, регионы, города: учебно-методический материал. Пермь, 1997. 93 с.

Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высшая школа, 1989. 464 с.

Полесская О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. М.: Кн. дом «Университет», 2007. 140 С.

Полесская О.Г., Каширина Е. И., Алехина Н. Д. Влияние солевого стресса на антиоксидантную систему растений в зависимости от условий азотного питания // Физиология растений. 2006. Т. 53, вып. 2. С. 207 – 214.

Половицкий И.Я. Солонцы Северного Казахстана и пути их использования: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Омск, 1969. 49 с.

Половникова М.Г., Воскресенская О.Л. Изменение активности компонентов системы антиоксидантной защиты и

полифенолоксидазы у газонных растений на разных этапах онтогенеза в условиях городской среды // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 5. С. 777-785.

Почва, город, экология. М.: Фонд “За экономическую грамотность”, 1997. 320 с.

Прадедова Е.В., Ишево О.Д., Салеев Р.К. Классификация системы антиоксидантной защиты как основа рациональной организации экспериментального исследования окислительного стресса у растений // Физиология растений. 2011. Т. 58. № 2. С. 177-185.

Практикум по физиологии растений / под ред. И.И. Гунара. М.: Колос, 1972. 168 с.

Приходько В.Е. Орошающие степные почвы: функционирование, экология, продуктивность. М.: ИНТЕЛЛЕКТ, 1996. 168 с.

Рекославская Н.И., Гамбург К.З., Маркова Т.А. Влияние водного дефицита на содержание триптофана и его производных в листьях растений // Рост и устойчивость растений. Новосибирск: Наука, 1988. С. 183-189.

Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В., Карташов А.В. и др. Изучение индуцибелльных и конститутивных механизмов устойчивости к солевому стрессу у гравилата городского // Физиология растений. 2007а. Т. 54, № 5. С. 692-698.

Радюкина Н.Л., Карташов А.В., Иванов Ю.В. и др. Сравнительный анализ функционирования защитных систем у представителей галофитной и гликофитной флоры в условиях прогрессирующего засоления // Физиология растений. 2007б. Т. 54, № 6. С. 902-912.

Рихтер А.А. Физиологические основы устойчивости растений Юго-Востока // Журнал опытной агрономии Юго-Востока. 1927. Т. 3, вып. 2. С. 3-16.

Рогожин В.В. Пероксидаза как компонент антиоксидантной системы живых организмов. СПб.: ГИОРД, 2004. 240 с.

Рубин Б.А. Курс физиологии растений. М.: Высшая школа, 1976. 576 с.

Рябой В.Е., Селиванов А.В. Почвы урбациенозов Калининграда // Тезисы докладов III съезда Докучаевского общества почвоведов. М.: Изд-во РАСХН, 2000. С. 87-88.

Сабинин Д.А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений // Тимирязевские чтения. Т. IX. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.

Садовникова Л.К. Экологические последствия загрязнения почв тяжелыми металлами // Биологические науки. 1989. № 9. С. 47-53.

Сафоницкий П.А. Геологическое строение // Пермская область. Пермь, 1959. С. 19-29.

Серегин И.В., Иванов В.Б. Гистохимические методы изучения распределения кадмия и свинца в растениях // Физиология растений. 1997. Т.44, № 6. С.915-921.

Серегин И.В., Кожевникова А.Д. Токсическое действие и распределение никеля // Физиология растений. 2003. Т.50, № 5, С.793-800.

Смирнова Г.В., Октябрьский О.Н. Глутатион у бактерий // Биохимия. 2005. Т. 70. С. 1459-1473.

Солонцева Н.П., Герасимова М.И., Рубилина Н.Е. Морфогенетический анализ техногенно преобразованных почв // Почвоведение. 1990. № 8. С. 124-129.

Состояние окружающей среды и здоровья населения г. Перми в 2001 г.: Справочно-информационные материалы. Пермь, 2002. 320 с.

Состояние окружающей среды. Программа ООН по окружающей среде. М.: ВИНПТИ, 1980.

Сохансанж А., Садат-Нури С.А., Никнам В. Сравнение бактериального и растительного генов, участвующих в синтезе пролина, с геном осмотина в повышении солеустойчивости трансгенных растений табака // Физиология растений. 2006. № 1. С. 122-127.

Ставровский Д.Д., Натаров В.М., Ставровская Л.А. Классификация и состояние природных ландшафтов Витебщины // Сохранение биологического разнообразия Белорусского

Поозерья: Тезисы докладов региональной научно-практической конференции. Витебск, 1996. С. 104-106.

Стасюк Н.В. Почвенный покров дельты Терека: современное состояние, временные изменения и прогноз: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2001. 50 с.

Строгонов Б.П. Физиологические основы солеустойчивости растений (при разнокачественном засолении почвы). М.: Изд-во АН СССР, 1962. 363 с.

Строгонов Б.П. Структуры и функции клеток при засолении. М.: Наука, 1970. 318 с.

Строгонов Б.П. Метаболизм растений в условиях засоления. М.: Наука, 1973. 51 с.

Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере. М.: Наука, 2003.

Сулейманов Р.Р. Засоленные почвы естественных и агротехногенных ландшафтov Южного Урала: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2010. 45 с.

Талиева М.Н., Мишина Т.Н. Окислительные ферменты во взаимоотношениях растений и патогенна при мучнистой росе флокса // Физиология растений. 1996. Т. 43, вып. 5. С. 679 – 683.

Таргульян В.О. Экзогенез и педогенез: Расширение теоретической базы почвоведения // Вестник МГУ. Сер. 12: Почвоведение. 1983. № 1. С. 33-34.

Терентьев В.И., Суханов П.А. Классификация деградированных почв и непочвенных поверхностных образований // Антропогенная деградация почвенного покрова и меры ее предупреждения: Тезисы и доклады Всероссийской конференции. М., 1998. С. 16-18.

Туева О.Ф. Фосфор в питании растений. М.; Л.: Наука, 1966. 269 с.

Удовенко Г.В. Поступление, реутилизация и некоторые стороны физиологического действия хлора в растениях // Известия АН СССР. Сер. Биология. 1965. № 3. С. 368-377.

Удовенко Г.В. Солеустойчивость культурных растений. Л.: Колос, 1977. 215 с.

Франко О.Л., Мело Ф.Р. Осмопротекторы: ответ растений на осмотический стресс // Физиология растений. 2000. Т. 47, № 1. С. 152-159.

Химическое загрязнение почв и их охрана: Словарь – справочник. М.: Агропромиздат, 1991. 303 с.

Химия окружающей среды = Environmental chemistry. М.: Изд-во Химия, 1982. 672 с.

Хоменков А.Г. Изменение аккумулирующей способности геосистем в связи с антропогенной деятельностью // Экология: проблемы и пути решения: Материалы X Всероссийской научно-практической конференции. Пермь, 2002. С. 198-204.

Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 384 с.

Ху Ю.Ф., Лиу Ж.П. Ферменты антиоксидантной защиты и физиологические характеристики двух сортов топинамбура при солевом стрессе // Физиология растений. 2008. Т. 55, вып. 6. С. 863-868.

Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та. 2002. 244 с.

Чичев А.В. Пути и способы формирования урбанофлоры Московской области // Ученые записки Тартуского университета. Тарту, 1985. № 704. С. 69-73.

Чупахина Г.Н. Система аскорбиновой кислоты. Калининград.: Изд-во Калининградского ун-та. 1997. 120 с.

Шахов А.А. Солеустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 552 с.

Шевякова Н.И. Метаболизм и физиологическая роль пролина в растениях при водном и солевом стрессах // Физиология растений. 1983. Т. 30, вып. 4. С. 768-783.

Шевякова Н.И. Метаболизм и физиологическая роль ди- и полиаминов в растениях // Физиология растений. 1981. Т. 28, вып. 5. С. 1052-1060.

Шевякова Н.И., Рощупкин Б.В., Парамонова Н.В., Кузнецов Вл.В. Стressорный ответ клеток *NICOTIANA SYLVESTRIS L.* на засоление и высокую температуру.

Аккумуляция пролина, полиаминов, бетаинов и сахаров // Физиология растений. 1994. Т. 41, № 4. С. 558-565.

Шкляев А.С., Балков В.А. Климат Пермской области. Пермь, 1963. 163 с.

Шкляев Ю.Н. Магний в жизни растений. М.: Наука, 1981. 96 с.

Шипленя Р.Е., Иванов С.И. Азбука природы (Лекарственные растения). М.: Знание, 1989. 224 с.

Ясар Ф., Элиальтиглу С., Ильдис К. Действие засоления на антиокислительные защитные системы, перекисное окисление липидов и содержание хлорофилла в листьях фасоли // Физиология растений. 2008. Т. 55, №6. С 869-873.

Ястребов Е.В. Рельеф // Пермская область. Пермь, 1959. С. 30-41.

Adams P., Thomas G.C., Vernon D.M. et al. Distinct Cellular and Organismic Responses to Salt Stress // Plant Cell Physiol. 1992. V. 33, № 8. P. 1215.

Azevedo-Neto A.D. Prisco J.T., Eneas-Fiho J., Braga de Abreu C.E. Gomes-Fiho E. Effect of Salt Stress on Antioxidative Enzymes and Lipid Peroxidation in Leaves and Roots of Salt Tolerant and salt Sensitive Maize Genotypes // Environ. Exp. Bot. 2006. V. 56. P. 190-195.

Bates L.S., Waidren R.P., Tear J.D. Rapid determination of free proline for water stress studies // Plant and soil. 1973. V. 39, № 1. P. 205.

Bay N.D., Mishra D.P., Gupta R.K. Mechanism of salt tolerance in rice in relation to sodium, potassium and polyamine content // Indian J. Agr. Biochem. 1992. V. 5, № 1-2. P. 51-55.

Bettinelli M., Baroni U. A Microwave Oven Digestion Method for Determination of Metals in Sewage Sludges dy ICP-AES and GFAAS // Intern. Journ. of Environment. Analytic. Chemi. 1990. № 43. S. 33-40.

Bockman O., Kongshaug G. Imput of trace elements to soils and plants // Chem. Climatol. And Geomed. Probl. Oslo, 1992. P. 185-216.

Cavalieri Anthony J., Huang Anthony H. Effect of NaCl in the in vitro activity of malate dehydrogenase in salt marsh halophytes of the U.S. // Physiol. plant. 1977. V. 41, № 1. P. 79-84.

Chaudhary M.T., Merret M.J., Wainwright M.S. Growth, Ion Content and Proline Accumulation in NaCl-Selected and Non-selected Cell Lines of Lucerne Cultured on Sodium and Potassium Salts // Plant Science. 1997. V. 127. P. 71-79.

Dajic Z. Salt stress // Physiology and Molecular Biology of Stress tolerance in Plants / Eds Madhava Rao K. V., Raghavendra A. S., Janardhan Reddy K. Dordrecht: Kluwer, 2006. P. 41-101.

Dierschke H. Naturlichkeitsgrade von Pflanzengesellschaften unter besonderer Berücksichtigung der Vegetation Mitteleuropas // Phytocoenologia. 1984. V. 12, № 2/3. S. 173-184.

Drossopoulos J.B., Karamanos A.J., Niavis C.A. Changes in Free Amino Acid Compounds During the Development of two Wheat Cultivars Subjected to Different Degrees of Water Stress // Ann. Bot. 1985. V. 59. P. 173-180.

Dure L. Structural Motifs in LEA Proteins in Plant Responses to Cellular Dehydratation during Environmental Stress // Plant Physiology. 1993. V. 10. P. 91-103.

Falinski J.B. Antogeniczne przeobrazenia reslinnosci Polski (Tekst objfsniajacy do mapy) // Acta agrobot. 1977. V. 29, № 2. S. 375-389.

Falinski J.B., Adamovski W., Jackowiak B. Representative Polish studies on the synantropization of plant cover // Synantropization of plant cover in new Polish research. Phytocoenosis. 1998. V. 10, № 9. P. 163-188.

Filomeni G., Rotilio G., Ciriolo M.R. Cell Signaling and the Glutathione Redox Sistem // Biochem. Pharmacol. 2002. V. 64. P. 1057-1064.

Foyer C.H., Shigeoka S. Understanding Oxidative Stress and Antioxidant Functions to Enhance Photosynthesis // Plant Phisiol. 2011. V. 155. P. 93-100.

Gausman H.W., Cunningham C.E., Struchtemeyer R.A. Effect of chloride and sulfate on P^{32} uptake by potastes // Agron. J. 1958. V. 50, № 2. P. 63-67.

Geerts P., Buldgen A., Diallo T., Dieng A. Drought resistance by six Senegalese local strains of *Andropogon gayanus* var. *bisquamulatus* through osmoregulation // *Trop. Grassl.* 1998. № 4. P. 235-242.

Geigenberger P., Reinholtz R., Geiger M. et al. Regulation of Sucrose and Starch Metabolism in Potato Tubers in Response to Short Term Water-Deficit // *Planta*. 1997. V. 201. P. 502-518.

Greenway H. Plant response to saline substrates. Chloride, sodium and potassium uptake and translocation in young plants of *Hordeum vulgare* during and after a short sodium chloride treatment // *J.Biol. Sci.* 1962. V. 15, № 1. P. 39-57.

Hard G. Spontane Vegetation und Naturschutz in der Stadt // *Georg. Rdsch.* 1997. V. 49, № 10. S. 562-568.

Hare P.D., Cress W.A., Van Staden J. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress // *Plant, Cell and Environ.* 1998. № 6. P. 535-553.

Ishikawa T., Shigeoka S. Resent Advances of Ascorbate Biosynthesis and the Physiological Significance of Ascorate Peroxidase in Photosynthesizing organisms // *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 2008. V. 72. P. 1143-1154.

Izzo R., Belligno A., Muratoree G., Navari Izzo F. Seedling growth and Ca^{2+} , K^+ and Na^+ accumulation in maize roots as affected by NaCl // *Agrochimica*. 1996. V. 40, № 1. P. 25-32.

John G S. Oxygen Stress and Superoxide Dismutases // *Plant Phisiol.* 1993. V. 101. P. 7-12.

Klatt P., Lamas S. Regulation of Protein of Function by S-glutathiolation in Response to Oxidative and Nitrosative stress // *Eur. J. Biochim.* 2000. V. 267. P. 4928 – 4944.

Koca M., Bor M., Ozdemir F., Turkan I. the Effect of Salt Stress on Lipid Peroxidation, Antioxidative Enzymes and Proline Content of Sesame Cultivars // *Environ. Exp. Bot.* 2007. V. 60. P. 344-351.

Kornas J. Oddzialywanie czlowicka na flore: mechanizmy i konsekwencje // *Wiad bot.* 1981. V. 25, № 3. S. 165-182.

Laske D. Unkraut vtrgeht oder: die Notwendigkeit, Ackerwildkrauter zu Schutzen // *Nationalpark*. 1986. № 52. S. 19-23.

Liu J., Zhu J.-K. Proline Accumulation and Salt-Stress-induced Gene Expression in a Salt-Hypersensitive Mutant of *Arabidopsis* // Plant Physiol. 1997. V. 114. P. 591-596.

Mandy J., Szarha A., Banhegyi Y. Vitamin C: update on physiology and pharmacology // Br J. Pharmacol. 2009. P. 1097-1110.

Marson L.W. Ascorbinsaure biochemical systems // In: The Vitamins / Chemistry, physiology, methods. / Ed. W. H. Sebrell, Ir. R. S. Haris. New York; London. 1967. P. 386.

Miyasaka H., Ikeda K. Osmoregulation Mechanism of the Halotolerant Green Alga Chlamydomonas, Strain HS-5 // Plant Sci. 1997. V. 127. P. 91-96.

Mittler R. Oxidative Stress, Antioxidants and Stress Tolerance // Trends plant Sci. 2002. V. 7. P. 405 – 410.

Moftah A.E., Michel B.E. The Effect of Sodium Chloride on Solute Potential and Proline Accumulation in Soybean Leaves // Plant Phisiol. 1987. V. 83. P.238-240.

Monk R. and Peterson N.B. Tolerance of some trees and shrubs to saline conditions // Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci. 1962. V. 81. P. 33-40.

Mucina L. Endangered ruderal plant communities of Slovakia and their preservation // Phytocoenologia. 1989. V. 17, № 2. P. 71-286.

Palacios G., Gomez I. Effect of nickel concentration on tomato plant nutrition and dry matter yield //J. Plant Nutr. 1998. № 10. P. 2179-2191.

Patakas A., Noitsakis B. Mechanisms involved in diurnal changes of osmotic potential in grapevines under drought conditions // Vitis: Viticulat. and Enol. Abstr. 2000. V. 39, № 1-2. P. 14.

Raymond J. O'Connor. Toward the incorporation of spatiotemporal dynamics into ecotoxicology // Population dynamics in ecological space and time. Chicago; London, 1996. P. 281-317.

Robinson S.P., Jones G.P. Accumulation of glycinebetaine in chloroplasts provides osmotic adjustment during salt stress // Austral. J. Plant. Physiol. 1986. V. 13, № 5. P. 659-668.

Siess H., Stahl W. Antioxidant Functions of Vitamins – Vitamin E and Vitamin C. β-carotene and other Carotenoides and

Intercelluar Communication via Gep Juncctions // Int. J. Vitam. Nutr. Res. 1997. V.67. P. 364-492.

Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Gene Expression and Signal Transduktion in Water-Stress Response // Plant Phisiol. 1997. V. 115. P. 327-335.

Smirnoff N. The function and metabolism of ascorbic acid in sugarcane // Annals of Botany. 1996. V. 78, № 6. P. 155-163.

Timasheff S.N., Anakawa T. Stabilization of Protein Structure by Solvents // Protein Structure. Oxford: IRL-Press, 1989. P. 331-344.

Venekamp J.H. Regulation of Cytosol Acidity in Plants under Conditions of Drought // Physiol. Plant. 1989. V. 76. P. 112-117.

Waisel Y. Biology of halophytes. New York; London: Acad. press., 1972. 154 p.

Walter H., Kreeb K. Hydratation und Hydratation des Protoplasmas und Hydratur des Protoplasmas und ihre okophysiologische Bedutung Protoplasmologia. Viena: Springer-Verlag, 1970. 235 p.

Wedekind J. Unkrautbewirtschaftung als Beitrag zur Erhöhung der Bodenfruchtbarkeit und zur Stabilizierung der Agrobiozonose // Tagesber. Akad. Landwirtschaftswiss. GDR, 1990. № 295. S. 289-292.

Wonisch W., Schaur R. Chemistry of glutathione // Plant Ecophysiology. V. 2. Significance of Glutathione in Plant Adaption to the Envirement / Eds. Grill D., Tausz M., de Kok L. Dordrechht: Kluwer, 2001. P. 13- 26.

Wu S.-J., Ding L., Zhu J.-K. SOSI, a Genetic Locus Essential for Salt Tolerance and Potassium Acquisition // Plant Cell. 1996. V. 8. P. 616-627.

Yancey P.H. Compatible and Counteracting Solutes// Cellular and Molecular Physiology of Cell Volume Regulation / Ed. Strange K. Boca Ration: CRC Press, 1994. P. 81-109.

Zhan Y., Chen Q., Yuan Sh. et. al. Dongbei linye daxue xuebao // J. North-East Forest. Univ. 1999. V. 27, № 1. P. 24-27.

Zrenner R., Stitt M. Comparison of the Effect of Rapidly and Gradually Developing Water-Stress on Carbohydrate Metabolism in Spinach Leaves // Plant Cell Environ. 1991. V. 14. P. 939-946.

Научное издание

Еремченко Ольга Зиновьевна

Четина Оксана Александровна

Кусакина Маргарита Григорьевна

Шестаков Игорь Евгеньевич

**ТЕХНОГЕННЫЕ ПОВЕРХНОСТНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ
ЗОНЫ СОЛЕОТВАЛОВ И АДАПТАЦИЯ К НИМ
РАСТЕНИЙ**

Монография

Редактор Л.П. Сидорова

Корректор Л.П. Северова

Компьютерная верстка И.Е. Шестакова

Подписано в печать: Формат 60 x 84/16

Усл. печ. л. Тираж экз. Заказ

Редакционно-издательский отдел Пермского государственного
национального исследовательского университета
614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15

Типография Пермского государственного национального
исследовательского университета
614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15